Landois-Rosemann

Lehrbuch der Physiologie

13. Auflage

2. Band

URBAN & SCHWARZENBERG
BERLIN - WIEN

22502583406

Med
K9754

22900304776

L. Landois'

Lehrbuch der Physiologie des Menschen.

Zweiter Band.

Barabás Imre

Digitized by the Internet Archive
in 2016

https://archive.org/details/b28119800_0002

L. Landois'

Lehrbuch

der

Physiologie des Menschen

mit

besonderer Berücksichtigung der praktischen Medizin.

Dreizehnte Auflage.

Bearbeitet von

Dr. R. Rosemann,

o. ö. Professor der Physiologie und Direktor des physiologischen Instituts
der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster.

Zweiter Band.

Mit 193 Abbildungen im Texte und 1 farbigen Tafel.

Urban & Schwarzenberg

Berlin
N., Friedrichstraße 105b

Wien
I., Maximilianstraße 4

1913.

Alle Rechte vorbehalten.

Englische Bearbeitung von Professor Dr. Will. Stirling in Manchester.
London. 4. Auflage.

Englisch-Amerikanische Ausgabe. Philadelphia, 5. Auflage.

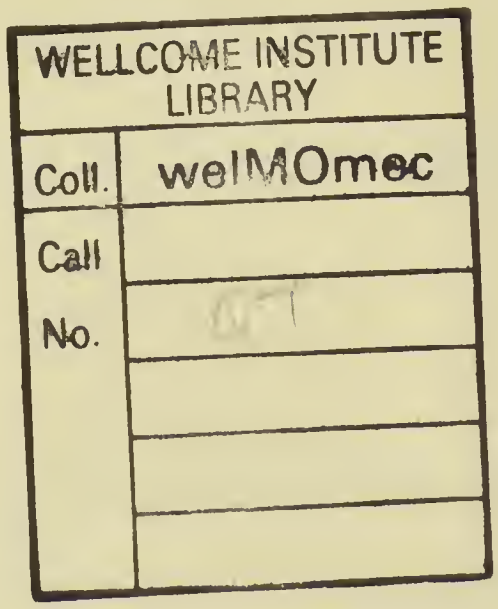
Übersetzung ins Französische
von Prof. Dr. G. Moquin-Tendon in Toulouse. Paris.

Übersetzung ins Japanische von Yamada in Tokyo.

Übersetzung ins Italienische von Dr. Balduino Bocci in Rom.
mit einem Vorworte von Prof. Dr. Jac. Moleschott. Milano, Roma, Torino.

Übersetzung ins Russische von Dr. Schaternikoff. Moskau, 2. Auflage.

Übersetzung ins Spanische von Dr. D. Rafael del Valle y Aldabalde,
Madrid.


WELLCOME INSTITUTE
LIBRARY
Coll. welMOmec
Call No.

Copyright, 1913, by Urban & Schwarzenberg, Berlin.

Inhalt.

Physiologie des Bewegungsapparates.

Seite

210. Bau und Anordnung der Muskeln 465
211. Physikalische Eigenschaften der Muskelsubstanz 469
212. Die Elastizität des ruhenden und tätigen Muskels. Myotonometrie 470
213. Die chemische Zusammensetzung des Muskels 473
214. Die Muskelstarre (Totenstarre, Rigor mortis) 476
215. Stoffwechsel im Muskel. Die Quelle der Muskelkraft 478
216. Erregung des Muskels. Muskelreize 481
217. Gestaltveränderung des tätigen Muskels 485
Literatur (§ 210—217) 487
218. Registrierung der Muskelcontraction. — Myographie. — Isotonie. — Einfache Zuckung 489
219. Summation der Zuckungen. Tetanus 494
220. Isometrie. Auxotonische Zuckungen. Überlastung. Schleuderzuckungen 499
221. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contraction im Muskel 501
222. Arbeit des Muskels 502
223. Wärmebildung des tätigen Muskels 505
224. Das Muskelgeräusch 507
225. Ermüdung des Muskels 508
226. Protoplasma- und Flimmerbewegung 512
Literatur (§ 218—226) 513
227. Mechanik der Knochen und ihrer Verbindungen 515
228. Anordnung und Verwendung der Muskeln im Körper 517
229. Turnen, Heilgymnastik, Massage, pathologische Abweichungen der Bewegungsfunktionen 521

Spezielle Bewegungslehre.

230. Stehen. — Sitzen 522
231. Gehen. — Laufen. — Springen 525
232. Vergleichendes zur Bewegungslehre 529
Literatur (§ 227—232) 531

Stimme und Sprache.

233. Begriff der Stimme. — Physikalische Vorbemerkungen 532
234. Einrichtung des Kehlkopfes 534
235. Die Laryngoskopie. — Die Rhinoskopie 537
236. Einflüsse auf die Klänge des Stimmwerkzeuges. — Umfang der Stimme . . . 540
237. Die Sprache. — Die Vokale 541
238. Die Konsonanten 544
239. Pathologisches zur Stimm- und Sprachbildung 546
240. Vergleichendes. — Historisches 547
Literatur (§ 233—240) 548

Allgemeine Nervenphysiologie und Elektrophysiologie.

Seite
241. Aufbau des Nervensystems 550
242. Chemie der Nervensubstanz 557
243. Stoffwechsel im Nervengewebe 558
244. Erregbarkeit und Leitungsvermögen des Nerven. Reize 559
245. Veränderungen der Erregbarkeit des Nerven; Nerventod, Nervenentartung und Nervenregeneration 565
246. Leitung der Erregung im Nerven 569
Literatur (§ 241—246) 572

Elektrophysiologie.

247. Physikalische Vorbemerkungen. — Der galvanische Strom. — Die Elektromotoren. — Leitungswiderstand. — Ohmsches Gesetz. — Das Rheochord 574
248. Wirkung des galvanischen Stromes auf die Magnetnadel. — Apparate zum Nachweis elektrischer Ströme 576
249. Elektrolyse. — Polarisation. — Konstante Elemente. — Unpolarisierbare Elektroden 578
250. Induktion. — Schlitten-Induktionsapparat 580
251. Elektrische Ströme im ruhenden Muskel und Nerven. — Hautströme 582
252. Ströme des gereizten Muskels und Nerven, des Auges und der Sekretionsorgane 585
253. Ströme des Nerven und Muskels im elektrotonischen Zustande 590
254. Veränderte Erregbarkeit des Nerven und Muskels im elektrotonischen Zustande . 591
255. Gesetz der polaren Erregungen. — Zuckungsgesetz 594
256. Anwendung der Elektrizität auf den lebenden Menschen. — Zuckungsgesetz am lebenden Menschen. — Entartungsreaktion 597
257. Vergleichendes. — Historisches 601
Literatur (§ 247—257) 602

Physiologie der peripheren Nerven.

258. Einteilung der Nerven nach ihrer Funktion 605
259. Tractus und Bulbus olfactorius 607
260. Tractus und Nervus opticus 607
261. Nervus oculomotorius 609
262. Nervus trochlearis 610
263. Nervus trigeminus 610
264. Nervus abducens 620
265. Nervus facialis 620
266. Nervus acusticus 623
267. Nervus glossopharyngeus 625
268. Nervus vagus 626
269. Nervus accessorius 632
270. Nervus hypoglossus 633
271. Die Rückenmarksnerven 634
272. Das sympathische (autonome) Nervensystem 638
273. Vergleichendes. — Historisches 645
Literatur (§ 258—273) 645

Physiologie des centralen Nervensystems.

274. Bau des Rückenmarks 648
275. Das Rückenmark als Centralapparat. Die Reflexe 650
276. Hemmung der Reflexe. Theorie der Reflexe 656
277. Reflexcentra im Rückenmark 658
278. Das Rückenmark als Leitungsapparat. — Die Wurzeln der Spinalnerven und die Leitungsbahnen des Rückenmarks 661
Literatur (§ 274—278) 668
279. Die Medulla oblongata 669
280. Reflexcentra der Medulla oblongata 670
281. Automatische Centra der Medulla oblongata. — Das Atemcentrum 673
282. Das Centrum der Hemmungsnerven des Herzens 679

Seite

283. Das Centrum der beschleunigenden und kraftsteigernden Herznerven 681
284. Das Centrum der Vasomotoren 682
285. Das Centrum der Vasodilatatoren 689
286. Das Krampfcentrum. Das Schweißcentrum 690
Literatur (§ 279—286) 691
287. Das Großhirn 693
288. Die motorischen Rindencentra 698
289. Die sensoriellen Rindencentra 705
290. Das thermische Rindencentrum. — Anderweitige Rindenfunktionen 709
291. Physiologische Topographie der Großhirnoberfläche beim Menschen 711
292. Die Leitungsbahnen des Großhirns 722
293. Die basalen Großhirnganglien. — Das Mittelhirn. — Die Zwangsbewegungen . . 725
294. Das Kleinhirn 730
295. Schutz- und Ernährungsapparate des Gehirns 732
296. Vergleichendes. — Historisches 734
Literatur (§ 287—296) 735

Physiologie der Sinneswerkzeuge.

297. Einleitende Vorbemerkungen 738

Der Gesichtssinn.

298. Anatomisch-histologische Vorbemerkungen 740
299. Dioptrische Vorbemerkungen 746
300. Anwendung der dioptrischen Gesetze auf das Auge. Das Ophthalmometer. Konstruktion des Netzhautbildes. Aufrechtsehen 751
301. Akkommodation des Auges 754
302. Refraktionszustand des normalen Auges. Refraktionsanomalien 758
303. Maß der Akkommodationskraft 761
304. Chromatische und sphärische Aberration. Mangelhafte Centrierung der brechenden Flächen. Astigmatismus 762
305. Iris 763
306. Entoptische Erscheinungen. Subjektive Gesichtserscheinungen 766
307. Das Augenleuchten und der Augenspiegel 769
308. Tätigkeit der Netzhaut beim Sehen 772
309. Wahrnehmung der Farben 777
310. Die Störungen des Farbensinns 783
311. Die Adaptation des Auges 785
312. Zeitlicher Verlauf der Retinaerregung. Positive und negative Nachbilder. Irradiation. Kontrast 789
313. Augenbewegungen und Augenmuskeln 793
314. Das binoculäre Sehen 799
315. Einfachsehen — Identische Netzhautpunkte. — Horopter. — Vernachlässigung der Doppelbilder 799
316. Körperliches Sehen. Stereoskopie 802
317. Größenwahrnehmung. Schätzung der Entfernung. Täuschungen über Größe und Richtung 806
318. Schutzorgane des Auges 808
319. Vergleichendes. Historisches 809
Literatur (§ 297—319) 812

Der Gehörssinn.

320. Physikalische Vorbemerkungen. Erregung des Gehörnerven. Schalleitung 816
321. Ohrmuschel. Äußerer Gehörgang 818
322. Das Trommelfell 818
323. Die Gehörknöchelchen und ihre Muskeln 821
324. Tuba auditiva (Eustachii). — Paukenhöhle 824
325. Schalleitung im Labyrinthe 825
326. Bau des Labyrinthes und die Endigungen des N. acusticus 826
327. Qualitäten der Gehörsempfindungen. Wahrnehmung der Höhe und Stärke der Töne 828

Seite

328. Wahrnehmung der Klangfarbe. Analyse der Vokale 832
329. Tätigkeit des Labyrinthes beim Hören. — *Helmholtz'* Resonanztheorie 836
330. Gleichzeitige Einwirkung zweier Töne. Harmonie. — Schwebungen. — Disharmonie. — Differenz- und Summationstöne 837
331. Objektive Gehörswahrnehmung. Richtung des Schalls. — Subjektive Gehörsempfindungen. — Ermüdung des Ohres. — Akustische Nachempfindungen 839
332. Der Vestibularapparat. Der statische Sinn 841
333. Vergleichendes. Historisches 843
Literatur (§ 320—333) 845

Der Geruchsinn.

334. Bau des Geruchsorganes 846
335. Geruchsempfindung 847

Der Geschmackssinn.

336. Sitz und Bau der Geschmacksorgane 849
337. Geschmacksempfindungen 850

Der Gefühlssinn.

338. Endigungen der sensiblen Nerven 853
339. Übersicht über die verschiedenen Arten der Gefühlsempfindung 856
340. Der Drucksinn 857
341. Der Temperatursinn 861
342. Der Schmerzsinn 865
343. Der Raumsinn 867
344. Das Muskelgefühl. Die Gemeingefühle 870
Literatur (§ 334—344) 871

Physiologie der Zeugung und Entwicklung.

345. Formen der Fortpflanzung 873
346. Der Samen 875
347. Das Ei 879
348. Pubertät. Innere Sekretion der Geschlechtsdrüsen 883
349. Ovulation und Menstruation 885
350. Erektion 889
351. Ejakulation. — Aufnahme des Samens 890
352. Reifung und Befruchtung des Eies 891
353. Furchung, Morula, Blastula, Gastrula. Bildung der Keimblätter. Erste Embryonalanlage 894
354. Bildungen aus dem Ektoblast 903
355. Bildungen aus dem Hypoblast und Mesoblast. Das Mesenchym 904
356. Abschnürung des Embryos. Bildung des Herzens und des ersten Kreislaufes . . 905
357. Weitere Ausbildung des Leibes 907
358. Bildung des Amnion und der Allantois 908
359. Menschliche Eihäute. Placenta. Fötaler Kreislauf 910
360. Bildung des Knochensystems 915
361. Bildung des Gefäßsystems 918
362. Bildung des Magen-Darmkanals 922
363. Bildung der Harn- und Geschlechtsorgane 923
364. Bildung des Centralnervensystems 927
365. Bildung der Sinnesorgane 928
366. Die Geburt 929
367. Vergleichendes. — Historisches 931
Literatur (§ 345—367) 933

Physiologie des Bewegungsapparates.

210. Bau und Anordnung der Muskeln.

1. **Die quergestreiften (willkürlichen) Muskeln** — sind auf ihrer Oberfläche von einer bindegewebigen Hülle (Perimysium externum) überzogen; von dieser dringen in das Innere Gefäße und Nerven tragende Septa (Perimysium internum) ein, welche den Muskel in bald feinere (Augenmuskeln), bald gröbere (Glutaei) Faserbündel zerlegen. In einem jeden der so gebildeten Fächer liegt eine Mehrzahl von Muskelfasern nebeneinander. *Perimysium externum et internum.*

Jede Muskelfaser wird von einem reichen Maschenwerk von Blutcapillaren — (in deren Nähe auch Lymphgefäße vorkommen) umsponnen, und zu einer jeden tritt eine Nervenfaser. Diese Gebilde werden durch eine äußerst zarte, kaum noch als fibrillär zu erkennende Bindesubstanz an der Oberfläche der Muskelfaser gehalten, welche somit gewissermaßen ein Perimysium jeder einzelnen Faser darstellt.

Die einzelnen Muskelfasern sind 10—100 μ breit und erreichen nur eine beschränkte Länge (*Rollett*[1]), beim Menschen von 5,3—9,8 *cm* (*Felix*[2]). Innerhalb kurzer Muskeln (M. stapedius u. a., kleine Frosehmuskeln) verlaufen daher die Muskelfasern durch die ganze Länge der Muskeln; innerhalb der längeren verjüngt sieh jede Faser zugespitzt und ist schräg an der spitz beginnenden, nächst darunter folgenden Faser dureh Kittsubstanz angeheftet. *Muskelfasern.*

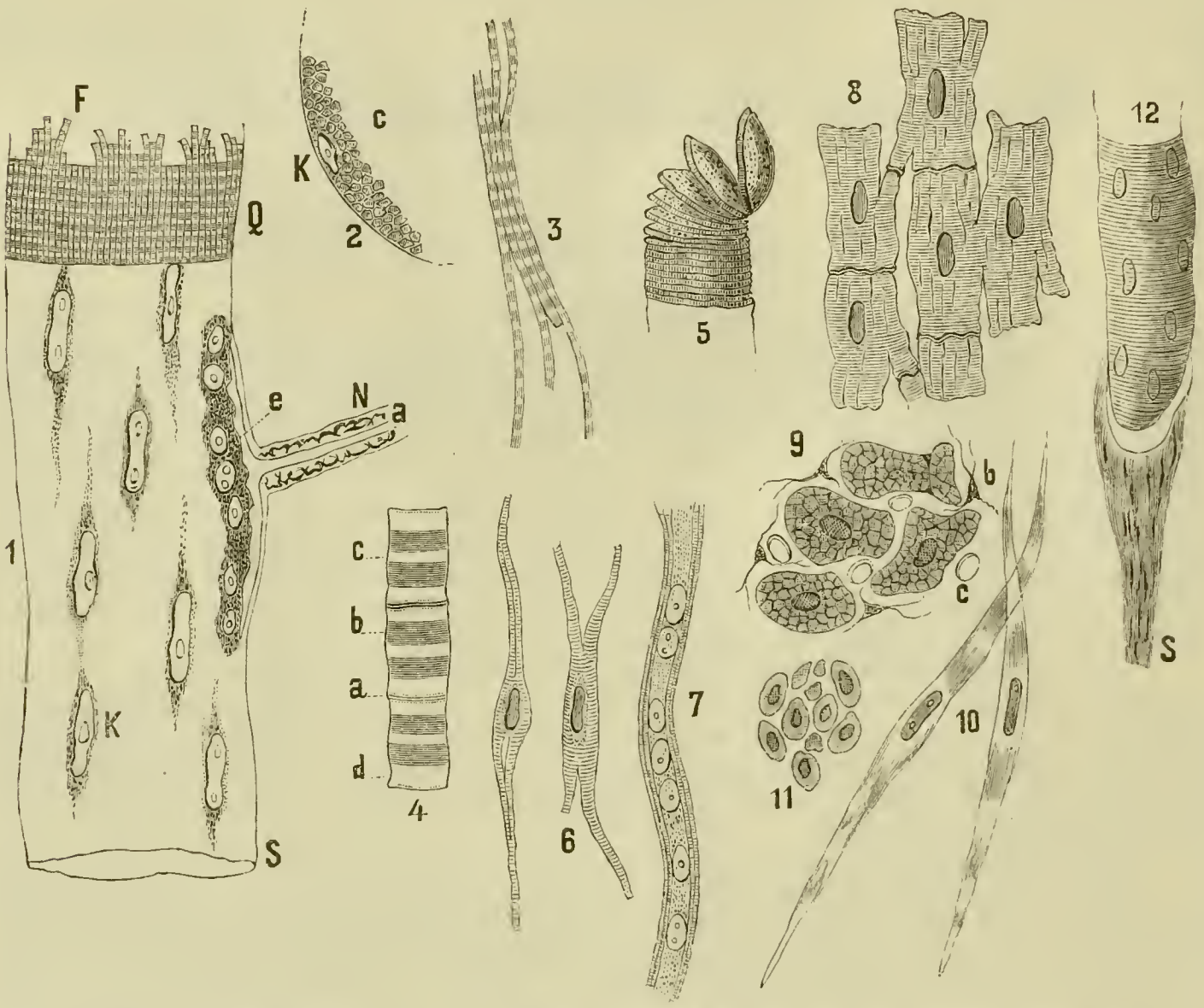
Jede Muskelfaser ist von einer strukturlosen glashellen Hülle, dem Sarcolemma (Fig. 133. *1 S*), umschlossen. Der Inhalt der Muskelfaser besteht aus zahlreichen feinen, contractilen Fäden, den Muskelfibrillen (Fig. 133. *1 F* und *3*) *(Leeuwenhoek)*, welche zu Fibrillenbündeln zusammen geordnet sind, und dem Sarcoplasma (*Rollett*[1]), einer feinkörnigen Zwisehensubstanz, welche den Raum zwischen den Fibrillenbündeln (und den Fibrillen?) einnimmt und sich außerdem in dünner Schicht zwischen Sarcolemma und Muskelsubstanz ausbreitet. In dem Sarcoplasma sind feinste „interstitielle Körnchen“ eingelagert. Auf dem Querschnitte (frischer gefrorener Muskeln) erkennt man als Ausdruck der Zusammensetzung der Muskelfaser aus Fibrillenbündeln (resp. Fibrillen) und Sarcoplasma eine aus polygonalen Feldern bestehende Zeichnung („*Cohnheim*sche Felder“) *(2)*. *Sarcolemma.* *Muskelfibrillen.* *Sarcoplasma.*

Die Muskelfaser zeigt infolge ihrer fibrillären Natur eine Längsstreifung; außerdem eine aus abwechselnd hellen und dunklen Schiehten gebildete Querstreifung (*Leeuwenhoek*, 1679) *(1 Q)*. Durch Einwirkung von $1\,^0/_{00}$ Salzsäure, durch Magensaft, oder nach Einfrieren erleidet die Faser leicht eine Kontinuitätstrennung, so daß sie wie eine umgeworfene Geldrolle in Scheiben oder „Disks“ *(5)* zerfällt (*Bowman* 1840). Die Querstreifung kommt in folgender Weise zustande: Jede Fibrille stellt eine aus zahlreichen, hintereinander gelagerten Teilen (Muskelelemente) aufgebaute Säule dar. Ein derartiges Muskelelement *(4)* setzt sich zusammen aus einer dunkleren Mittelschicht und zwei an den beiden Seiten der Mittelschicht gelegenen hellen Schichten. Die Mittelschicht wird von der stärker lichtbrechenden, doppelbreehenden (anisotropen), eigentlich eontractilen Substanz gebildet; sie wird als Querseheibe *(4 b)* bezeiehnet. Das dunkle Gebiet der Querscheibe wird in der Mitte durch eine hellere Linie halbiert: Mittelseheibe oder *Hensen*sche[3] Linie *(4 c)*. Auf der oberen und unteren Fläche der dunkleren Substanz liegt je eine Schicht heller, einfach brechender (isotroper) Substanz *(4 d)*. Dort, wo diese hellere Scheibe mit der des nächstliegenden Elementes zusammenstößt, erkennt man einen trennenden Streifen in Form einer dunklen *Längsstreifung.* *Querstreifung.* *Muskelelement.* *Querscheibe.* *Mittelscheibe.*

Endscheibe. Linie: die „End"- oder „Zwischen-Scheibe" *(4 a)* (*Amici, Krause*[4]). Nach Ansicht einer Reihe von Autoren (*Heidenhain*[5]) stellt diese Linie eine Membran dar: Grundmembran, Telophragma, die nicht allein durch den Körper der Fibrillen, sondern auch durch das dazwischen liegende Sarcoplasma kontinuierlich hindurchzieht und sich am Sarcolemma ansetzt. Ganz in derselben Weise soll die dunkle Substanz in ihrer Mitte im Bereich der *Hensen*schen Linie von einer zweiten Membran, der Mittelmembran, Mesophragma durchzogen werden.

Nebenscheibe. Im Arthropodenmuskel liegt innerhalb der isotropen Schicht, etwas von der Endscheibe entfernt, noch eine schmale Schicht doppelbrechender Substanz: die „Nebenscheibe" (*Engelmann*[6]). Diese Schicht wird durch einzelne Körnchen gebildet, die aber nicht innerhalb der Fibrillen, sondern zwischen ihnen, im Sarcoplasma gelegen sind. Nach *Arnold*[7] enthalten diese Körnchen oftmals Glykogen.

Fig. 133.



Histologie des Muskelgewebes: — *1.* Schematische Zusammenstellung der Teile einer quergestreiften Muskelfaser: *S* das Sarcolemma. — *Q* die Querstreifung. — *F* die Fibrillen, weiterhin die Längsstreifung bewirkend. — *K* die Muskelkörperchen (oder Kerne) der Muskelfaser. — *N* der zutretende motorische Nerv mit *a* dem Achsenzylinder, der in die (im Profil gesehen) motorische Endplatte *(Kühnes)* übergeht, welche auf einer kernhaltigen, protoplasmatischen Schicht *e* liegt. — — *2.* Ein Teil eines Querschnittes einer quergestreiften Muskelfaser mit den *Cohnheim*schen Feldern *c*. — *K* ein dem Sarcolemma anliegender Muskelkern. — — *3.* Isolierte Fibrillen aus einer quergestreiften Muskelfaser. — — *4.* Ein Teil einer Fibrille vom Insektenmuskel, sehr stark vergrößert: *a* die *Krause-Amici*sche Linie, welche die Muskelelemente abgrenzt, — *b* die dunkle doppelbrechende Substanz. — *c* die *Hensen*sche Linie, — *d* die einfach brechende Substanz. — — *5.* Quergestreifte Muskelfaser in die Disks zerfallend. — — *6.* Quergestreifte Faserzellen aus dem Herzen des Frosches. — — *7.* Bildung einer quergestreiften Muskelfaser eines menschlichen 3monatlichen Embryos. — — *8.* Netzförmig zusammenhängende Muskelfasern des Herzens. — — *9.* Querschnitt der Herzmuskulatur: *c* Capillaren, *b* Bindegewebskörperchen. — — *10.* Glatte Muskelfasern. — — *11.* Glatte Muskelfasern im Querschnitt. — — *12.* Quergestreifte Muskelfasern mit der zugehörigen (gelockerten) Sehne *S*.

Hürthle[8] kommt auf Grund seiner Untersuchungen an frischen, lebensfähigen Muskelfasern (Hydrophilus) zu dem Schlusse, daß die typische Form der unveränderten Muskelfaser nur die Zusammensetzung aus zwei Schichten zeigt, einer einfach brechenden (im Durchschnitt 0,7 μ hoch) und einer doppelbrechenden (im

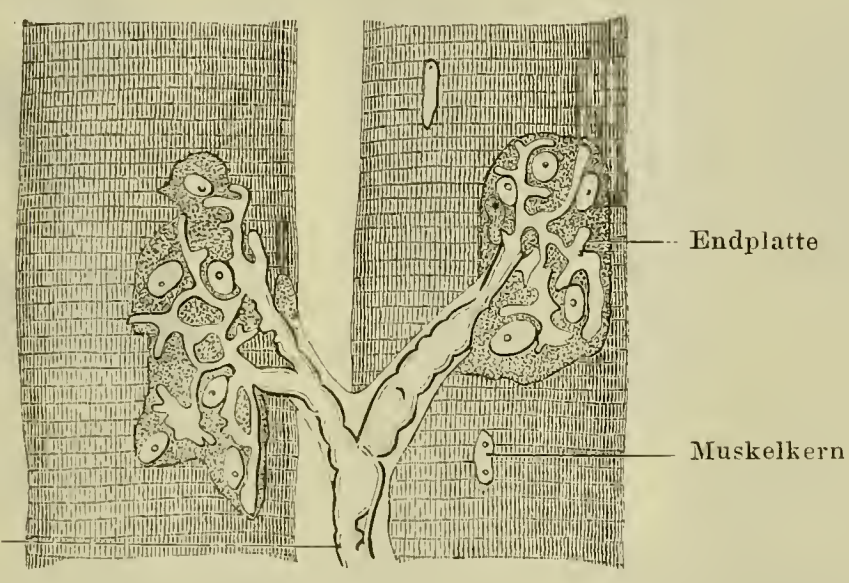
Durchschnitt 5,1 μ hoch). Alle anderen Strukturen (Zwischenscheibe, Mittelscheibe, Nebenscheibe) betrachtet er als atypisch, durch die Einwirkung schädigender Momente auf die Muskelfaser (Präparation, Fixierung) entstanden.

In allen Fasern trifft man dicht unter dem Sarcolemma mehrere längsgerichtete (9—13 μ lange, 3—4 μ breite), auf Zusatz verdünnter Essigsäure deutlich hervortretende Kerne, welche von einer dünnen Schicht Sarcoplasma umgeben sind (*1* und *2 K*). Sie heißen „Muskelkörperchen“: der Kern enthält einen oder zwei Nucleoli, das Protoplasma sendet zu den benachbarten mitunter deutliche, zarte, zuweilen lichtbrechende Körnchen führende Fortsätze. Bei Amphibien, Vögeln und Insekten liegen die Muskelkörperchen in der Achse der Faser zwischen den Fibrillen. *Muskelkörperchen (Kerne).*

Motorische Nerven. — Der Stamm des Nerven tritt in der Regel dort in den Muskel, wo sein geometrischer Mittelpunkt ist, daher liegt die Eintrittsstelle bei langen, parallelfaserigen oder spindelförmigen Muskeln in der Mitte. Ist die Breite des parallelfaserigen Muskels über 2—3 *cm*, so treten in der Mitte mehrere Äste nebeneinander ein. Bei dreiseitigen Muskeln liegt die Eintrittsstelle des Nerven mehr nach dem sehnigen Konvergenzpunkte der Muskelfasern verschoben, und zwar um so mehr, je stärker hierin die Fasern konvergieren und je dicker das zugespitzte Muskelende hierdurch wird. *Eintritt des Nervenstammes.*

Ursprünglich enthält der für einen Muskel bestimmte motorische Nerv nicht soviel Fasern, als der Muskel Muskelfasern aufweist; in den Augenmuskeln kommen auf drei *Endigung der motorischen Nerven.*

Fig. 134.



Muskelfasern mit Nervenendigung von der Eidechse, nach *W. Kühne*.

Nervenfasern im Stamm gegen 7 Muskelfasern (Mensch), in anderen Muskeln auf 1 Nervenfaser 40—83 (Hund) (*Tergast*[9]). Daher ist es notwendig, daß bei ihren Verzweigungen im Muskel sich die einzelnen Nervenfasern noch oft dichotomisch teilen.

Bei den Warmblütern hat jede Muskelfaser nur eine, die Muskelfasern der Kaltblüter haben (mit Ausnahme der ganz kurzen) mehrere Innervationsstellen (*Sandmann*[10]). Bei dem Übertritt der markhaltigen Nervenfaser in die Muskelfaser verschmilzt das Neurilemma (*Schwann*sche Scheide) direkt mit dem Sarcolemma, das Nervenmark hört auf, während der Achsencylinder in eine abgeplattete Verästelung eingeht („Nervenendplatte“ oder „Nervengeweih“, *W. Kühne*[11]), welche auf einer feingranulierten kernhaltigen Anhäufung von Sarcoplasma (Fig. 134) ruht, der „Plattensohle“. Nach anderen Forschern (*Bremer*[12], *Grabower*[13]) liegt jedoch die Substanz der Plattensohle nicht unter dem Endapparat, sondern im gleichen Niveau mit demselben, stellt also einen integrierenden Bestandteil desselben dar. Der Zusammenhang des Nerven mit der Muskelfaser wird nach *Kühne* allein durch den Übergang der Endplatte in das Sarcoplasma vermittelt. *Nervenendplatte.*

Auch **sensible Nerven** — kommen im Muskel vor, sie vermitteln das Muskelgefühl. Ihre Existenz wird physiologisch dadurch erwiesen, daß die Muskeln gereizt reflektorisch Schwankungen des Blutdruckes (*Asp*[14]), ferner Vermehrung der Atembewegungen und auch Muskelreflexe hervorrufen (*Tengwall*[15]), sowie daß sie entzündet schmerzhaft sind. *Sherrington*[16] zeigte mit der Methode der Degeneration, daß ein Drittel bis eine Hälfte der markhaltigen Fasern der Muskeln ihr trophisches Centrum in den Ganglienzellen des Spinalganglions hat. *Sensible Muskelnerven.*

Rote und weiße Muskeln. — Bei manchen Fischen (Stör), Vögeln (Puter) und Säugern (Kaninchen) kann man ganze „rote“ (z. B. M. soleus, semitendinosus, masseter, *Rote und weiße Muskeln.*

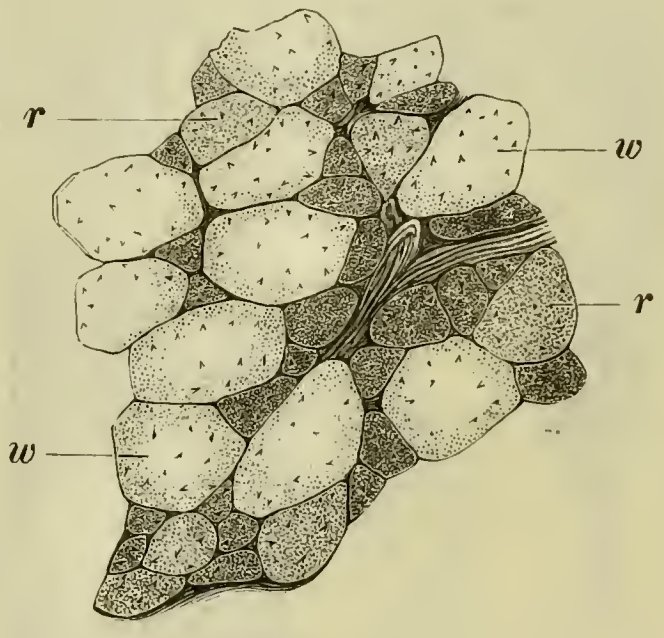
zygomaticus des Kaninchens) und „weiße“ oder „blasse“ quergestreifte Muskeln (M. adductor magnus, der den roten M. semitendinosus allseitig umgibt, biceps femoris, gastrocnemius des Kaninchens) unterscheiden, die ein verschiedenes physiologisches Verhalten zeigen (vgl. pag. 493). Die Fasern der blassen sind meist breiter, ärmer an Sarcoplasma, ihre Querstreifung ist dichter, ihre Längsstreifung weniger hervortretend, ihre Fibrillen liegen in gleichmäßigen Abständen, und ihre unmittelbar dem Sarcolemma anliegenden Kerne sind weniger zahlreich als in den roten Fasern (in denen sie zwischen den Fibrillen liegen). Es kommen auch innerhalb eines und desselben Muskels rote und weiße Fasern gemischt vor (Frosch, Säuger), fast in jedem Muskel (*Grützner*[17]) (Fig. 135): die Fasern sind jedoch oft nur durch ihr physiologisches Verhalten (vgl. pag. 493), nicht durch ihre Färbung unterschieden.

Gemischte Muskeln.

Entwicklung der quergestreiften Muskeln.

Entwicklung. — Die quergestreiften Muskelfasern entstehen aus je einer einkernigen, hüllenlosen Zelle des Mesoderms, die sich spindelförmig verlängert. Unter stetiger Verlängerung vermehren sich in ihr die Kerne mitotisch. Weiterhin geht die peripherische (Parietal-) Substanz dieses Gebildes in die fibrilläre, quergestreifte Masse der Faser über (Fig. 133. 7), während die Kerne mit spärlicher Protoplasmaumhüllung sich in der Achse zusammenhängend erhalten, woselbst sie bei manchen Tieren liegen bleiben. Beim Menschen rücken sie später gegen die Oberfläche der Faser vor, auf welcher es zur Ausscheidung einer strukturlosen Cuticula (Sarcolemma) kommt. — Der jugendliche Muskel hat weniger Fasern als der des Erwachsenen, zugleich sind seine Fasern durchgehends schmäler. In wachsenden Muskeln [und zwar beim Neugeborenen und im späteren Alter (*Felix*[2])] vermehrt sich die Zahl der Fasern dadurch, daß sich von einer Faser ein sarcoplasmareicher Streifen mit einer zusammenhängenden Reihe von Kernen abspaltet, der sich als „Myoblast“ nach embryonalem Typus zur neuen Faser heranbildet. — Beim Dickenwachstum der einzelnen Fasern vermehren sich die Fibrillen (*Schaffer*[18]). — Beim Wachstum der Muskeln infolge anhaltender stärkerer Anstrengung werden die einzelnen Fasern dicker, nicht zahlreicher; das Sarcoplasma nimmt zu, Fibrillen und Kerne ändern sich nicht (*Morpurgo*[19]).

Fig. 135.



Querschnitt durch den M. gastrocnemius vom Frosche (nach *Grützner*). *w* die blassen, *r* die roten Muskelfasern.

Die glatten Muskelfasern.

2. **Die glatten (unwillkürlichen) Muskeln** (vgl. *P. Schultz*[20]) — oder „contractilen Faserzellen“ sind hüllenlose, einzellige, spindelförmige, abgeplattete, (an einigen Orten) fibrillär längsgestreift erscheinende (*Engelmann*[21]), 45—230 μ lange, 4—10 μ breite, mitunter an einem oder auch an beiden Enden gabelig geteilte Fasern, die in der Mitte einen soliden, stäbchenförmigen (nach Zusatz verdünnter Essigsäure scharf hervortretenden), mit etwas Protoplasma umlagerten Kern enthalten, welcher in reichem Kerngerüst 1—2 glänzende Nucleoli umschließt (Fig. 133. *10* u. *11*). Die Fasern liegen entweder einzeln, oder sie sind zu zusammenhängenden Lagen oder netzförmigen Bälkchen zusammengefügt, wobei sie der Länge nach, mit den verjüngten Enden gegeneinander gelagert, angeordnet sind. Die Angabe, daß die Fasern überall durch sog. Zellbrücken untereinander in Verbindung stehen (*Kultschitzky*[22], *Barfurth*[23], *Boheman*[24] u. a.), wird von anderen Autoren bestritten (*Heidenhain*[5]). Wo Fibrillen in der Faserzelle sichtbar sind (Fig. 138), liegen sie in einer mehr homogenen, körnchenführenden Substanz eingebettet: dem Sarcoplasma.

Die Blutcapillaren laufen in langgestreckten Maschen zwischen den Fasern —, ebenso die zahlreichen Lymphcapillaren, welche um die Zellen herum verlaufen.

Nervenendigung.

Die **motorischen Nerven** — bilden aus markhaltigen und marklosen Fasern ein teilweise mit Ganglienzellen ausgestattetes Geflecht, welches in dem Bindegewebe der Umhüllung der glatten Muskelfasern liegt (Grundplexus). Aus diesem geht ein zweites markloses Netz hervor, mit Kernen in den Knotenpunkten, entweder unmittelbar der Muskulatur aufliegend oder im Bindegewebe zwischen den einzelnen Bündeln (intermediärer Plexus). Die aus letzterem hervortretenden, feinsten Fibrillen (0,2—0,3 μ), die sich abermals netzförmig verbinden (intermuskulärer Plexus), treten zu jeder Faser, an deren Rande sie entlang laufen (*Löwit*[25], *Gscheidlen*[26], *F. B. Hofmann*[27]), sie sollen hier mit birnförmigen Verdickungen endigen (*P. Schultz*[20]). — *Frankenhäuser*[28] ließ sie im Kern-

körperchen, *Lustig*[29] in der Umgebung des Kernes ihr Ende finden; nach *J. Arnold*[30] durchsetzen sie Faser und Kern und treten in das Geflecht wieder zurück. — *P. Schultz*[20] beschreibt auch sensible (mit Ganglien in Verbindung stehende), mit Endknöpfchen versehene Nerven.

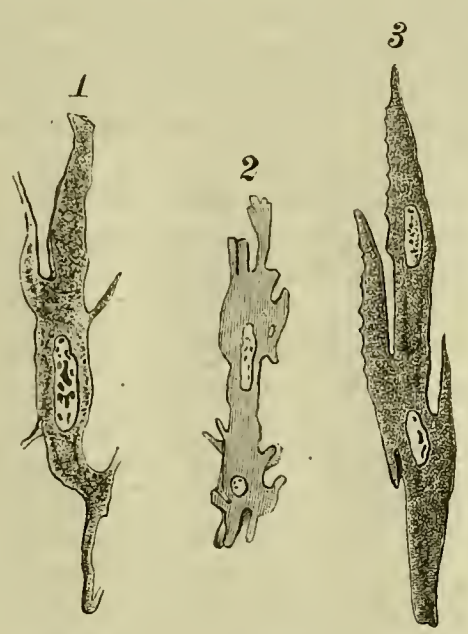
Fig. 136.

Mit verdünntem Alkohol isolierte glatte Muskelfasern: *1* aus dem Darme, *2* aus der Art. radialis vom Menschen.

Vergleichendes.

Quergestreifte Muskelfasern finden sich außer in den den menschlichen Organen analogen Teilen der Wirbeltiere noch in der Iris und Chorioidea der Vögel. — Die Gliedertiere haben nur quergestreifte, die Mollusken, Würmer, Strahltiere vorwiegend glatte Fasern; bei letzteren kommen noch besondere, energisch sich contrahierende Fasern mit doppelter Schrägstreifung vor, welche aus gekreuzten schrägen Linien zusammengesetzt ist; bei den Cephalopoden zeigen die Muskelfasern spiralige Züge in der Rinde. Unter den Vertebraten haben die Fische die dicksten Muskelfasern, dann folgen mit abnehmender Breite Lurche, Echsen, Säuger, Vögel. Im Herzen vom Frosche

Fig. 137.



Besondere Formen glatter Muskelfasern aus der Muskelhaut der Aorta (nach *v. Ebner*): *1* vom Menschen, *2* vom Schweine, *3* vom Ochsen.
(Die Fortsätze an den Seiten sind abgerissene Zellbrücken.)

Fig. 138.

Muskelzellen aus dem Froschmagen mit deutlichen Fibrillen (nach *Engelmann*): *1* Stück einer Faser mit doppeltchromsaurem Ammonium behandelt. *2* Querschnitte von Zellen, die mit 8% Kochsalzlösung behandelt waren.

(sowie bei Wirbellosen) finden sich Übergangsformen von quergestreiften Muskelfasern zu glatten (Fig. 133. *6*); die spindelförmigen, einkernigen Zellen haben nämlich die Gestalt der glatten, aber die Querstreifung der willkürlichen Muskeln.

211. Physikalische Eigenschaften der Muskelsubstanz.

Konsistenz.

1. Die Konsistenz — der Muskelsubstanz ist derjenigen des lebenden Protoplasmas gleich: sie ist „festweich“, sie läßt sich mit der einer Gallerte im Momente ihres Zergehens vergleichen. Über den Aggregatzustand der Muskelsubstanz (und der lebenden Substanz überhaupt) gehen die Anschauungen noch auseinander; während die einen (*Verworn*[31], *Jensen*[32]) das lebende Protoplasma für flüssig halten, fordern die andern (*Engelmann*[33], *Pflüger*[34], *Schenck*[35]) das Vorhandensein fester Substanz in demselben.

Aggregatzustand.

Die Notwendigkeit der letzteren Annahme ergibt sich u. a. 1. aus dem komplizierten Aufbau der Muskelsubstanz (Querstreifung); das Erhaltenbleiben der regelmäßigen Anordnung wäre in einer Flüssigkeit nicht denkbar. 2. Aus der Tatsache, daß der Muskel sich immer nur in einer bestimmten Richtung (seiner Längsrichtung) contrahiert; die Anordnung der kleinsten Teilchen der Muskelsubstanz muß daher in dieser Richtung eine andere sein wie in anderer Richtung und stets in diesem Sinne

erhalten bleiben. 3. Aus der Tatsache, daß der elektrische Strom den Muskel nur dann erregt, wenn er ihn der Länge nach durchfließt, nicht wenn er in querer Richtung hindurchgeht. Auch hieraus folgt, daß die Anordnung der erregbaren Teilchen in der Längs- und Querrichtung verschieden sein muß. — Auch aus dem osmotischen Verhalten der Muskelsubstanz (vgl. unten) (wie auch anderer Tier- und Pflanzenzellen) geht hervor, daß nicht das gesamte im Protoplasma vorhandene Wasser in Form eines Lösungsmittels in demselben vorhanden sein kann, sondern daß ein Teil desselben in einer oder mehreren anderen Formen (chemisch gebunden, gelöst in anderen Flüssigkeiten oder festen Körpern, Quellungswasser) vorhanden sein muß (*Overton*[36]). Die lebende Substanz würde danach keine homogene Substanz, sondern ein aus verschiedenen festen und flüssigen Substanzen aufgebautes System darstellen.

Osmotisches Verhalten.

2. **Osmotisches Verhalten** (vgl. § 13). — Nach den Untersuchungen *Overtons*[36] sind das Perimysium externum und internum sowie das Sarcolemma für gelöste Colloidverbindungen gar nicht oder nur äußerst schwer permeabel. Die Muskelfasern selbst (exklusive ihres Sarcolemmas) sind im intakten Zustande für gelöste Colloidverbindungen ebenfalls schwer permeabel; hinsichtlich der Kristalloidverbindungen sind sie (ebenso wie andere tierische und pflanzliche Zellen) für die Mehrzahl der anorganischen Verbindungen und für viele organische Verbindungen ganz oder beinahe undurchlässig, für die Mehrzahl der organischen Verbindungen aber sehr leicht durchlässig. Als allgemeines Gesetz ergibt sich, daß alle Verbindungen, die neben einer merklichen Löslichkeit in Wasser sich in Äthyläther, in den höheren Alkoholen, in Olivenöl und in ähnlichen organischen Lösungsmitteln, in Lecithin, Cholesterin usw. (den sog. „Lipoiden") leicht lösen oder wenigstens in den zuletzt genannten Lösungsmitteln nicht viel schwerer löslich sind als in Wasser, äußerst leicht in die lebenden Muskelfasern und andere tierische und pflanzliche Zellen eindringen (vgl. pag. 38). Je mehr sich aber das Teilungsverhältnis einer Verbindung zwischen Wasser einerseits und einem der genannten organischen Lösungsmittel andrerseits zugunsten des Wassers verschiebt, um so langsamer dringt die Verbindung in die Zellen ein. — Beim Absterben der Muskelfasern verändern sich die osmotischen Eigenschaften derselben; sie werden zunächst leichter für Na Cl und andere schnell diffundierende Salze permeabel als für das in ihnen selbst enthaltene Kaliumphosphat. — Ein lebender unversehrter Frosehmuskel erhält in einer 0,7%igen Na Cl-Lösung sein Gewicht unverändert (der Kaninchenmuskel in einer 1,5%igen Na Cl-Lösung [*Freund*[37]]); in einer Salzlösung von niederem osmotischen Druck nehmen die Muskelfasern Wasser auf, in einer Salzlösung von höherem osmotischen Druck geben sie Wasser ab. Die Menge des in hypotonisehen Lösungen aufgenommenen Wassers ist jedoch geringer, als es der Fall sein müßte, wenn der Muskelfaserinhalt sich wie eine einfache wässerige Lösung verhielte; es folgt daraus also, daß nicht das gesamte im Muskel enthaltene Wasser in der Form eines Lösungsmittels vorhanden sein kann, sondern daß es aueh noch in anderen Formen vorhanden sein muß (vgl. oben unter 1).

Die contractile Substanz ist anisotrop, — die helle ist isotrop.

3. **Lichtbrechung.** — Die contractile Substanz bricht das Licht doppelt (Anisotropie), während die Grundsubstanz einfach brechend (isotrop) ist. Die contractile Substanz verhält sich wie ein doppelbrechender, positiv einachsiger Körper, dessen optische Achse in der Längsaehse der Faser liegt. — Obgleich bei der Contraction die contraetile doppelbrechende Substanz ihre Gestalt ändert (§ 217. II), so bleibt doch ihre Doppelbrechung ohne Änderung (*Brücke*[38]). — Nach den Beobachtungen *Engelmanns*[39] kommt allen contractilen Elementen Doppelbrechung zu, und zwar ist die Richtung der Verkürzung stets mit der optischen Achse gleichgeriehtet. — Wie *v. Ebner*[40] gezeigt hat, ist die Anisotropie dadurch bedingt, daß durch Wachstumsvorgänge in dem Gewebe Spannungen erzeugt werden (Spannungserscheinungen imbibierter Körper), welche die Doppelbrechung hervorrufen.

4. **Elastizität.** — Siehe folgenden Paragraphen.

212. Die Elastizität des ruhenden und tätigen Muskels.

Myotonometrie.

Physikalische Vorbemerkungen über Elastizität.

Physikalische Vorbemerkungen. — Man bezeichnet an elastischen Körpern als ihre „natürliche Form" die äußere Gestalt, welche sie besitzen, wenn keine Kräfte von außen (Zug oder Druck) auf sie einwirken. Wird an einem elastischen Körper der Länge nach ein Zug wirksam, so müssen sich die untereinander befindlichen Teilchen desselben etwas voneinander entfernen: die natürliche Form wird unter Inanspruchnahme der elastisehen Kräfte gedehnt. Hört die dehnende Kraft auf zu wirken, so tritt der elastische Körper

wieder in seine natürliche Form zurück. Man nennt einen Körper „vollkommen elastisch“, wenn er nach Aufhören der Dehnung genau in seine natürliche Form wieder zurückgeht.

Bei den nicht organisierten elastischen Körpern ist die Verlängerung bei der Dehnung dem spannenden Gewichte direkt proportional, — bei den organisierten (also auch beim Muskel) ist dies jedoch nicht der Fall; sie werden bei fortgesetzt um den gleichen Betrag zunehmender Belastung im weiteren Verlauf weniger gedehnt als anfangs. Dabei nehmen dieselben, nachdem die erste Dehnung durch das angehängte Gewicht erreicht ist, bei Fortdauer dieser selben Belastung tage-, selbst wochenlang hindurch immer noch allmählich etwas an Länge zu: „elastische Nachwirkung“. Ebenso kehren sie nach Aufhören der Dehnung nicht sofort, sondern erst ganz allmählich zu ihrer ursprünglichen Länge zurück.

Als „Elastizitätskoeffizient“ wird derjenige Bruchteil der Länge eines elastischen Körpers von 1 mm^2 Querschnitt bezeichnet, um welchen er durch die Einheit des ziehenden Gewichtes verlängert wird. — Unter „Elastizitätsmaß“ (Modulus) versteht man das in Kilogramm ausgedrückte Gewicht, durch welches ein elastischer Körper von 1 mm^2 Querschnitt um seine eigene Länge gedehnt werden würde, wenn er nicht (was natürlich oft geschieht) vorher schon zerrisse. Diese Werte sind für die nicht organisierten elastischen Körper konstante Zahlen, nicht jedoch für die organisierten Körper, sondern hier bei verschiedener Belastung verschieden, da ja die organisierten Körper bei gleichmäßig zunehmender Belastung anfangs stärker gedehnt werden als weiterhin (s. oben).

Elastizität des ruhenden Muskels.

Die Elastizität des ruhenden Muskels — ist nur klein, d. h. durch kleine Gewichte wird der Muskel bereits stark gedehnt, aber vollkommen, d. h. nach Aufhören der Dehnung kehrt der Muskel genau in seine ursprüngliche Form zurück. Bei gleichmäßig zunehmender Belastung erfolgt aber nicht eine gleichmäßige Dehnung, sondern den gleichen Gewichtszulagen entsprechen, je höher die Belastung steigt, stets nur geringere Dehnungszunahmen. Man kann diese Erscheinung auch so ausdrücken: das Elastizitätsmaß des untätigen Muskels wächst mit seiner zunehmenden Dehnung (s. oben).

Beispiel für die Dehnung eines Muskels bei zunehmender Belastung (M. hyoglossus des Frosches):

Belastung in Grammen	Muskellänge in Millimetern	Ausdehnung	
		in Millimetern	in Prozenten
0,3	24,9	—	—
1,3	30,0	5,1	20
2,3	32,3	2,3	7
3,3	33,4	1,1	3
4,3	34,2	0,8	2
5,3	34,6	0,4	1

Ganz frische Muskeln.

Muskeln, die noch im lebenden Tiere mit den Gefäßen und Nerven in Verbindung stehen, sind noch dehnbarer als ausgeschnittene. Ganz frische Muskeln verlängern sich (innerhalb geringer Belastungsgrenzen) anfangs mit gleichmäßig zunehmender Belastung proportional der letzteren (also wie nicht organisierte Körper).

Tote und starre Muskeln.

Der tote und zumal der starre Muskel — besitzt eine größere Elastizität als der lebensfrische (d. h. also: es ist ein größeres Gewicht notwendig, um ihn zu gleicher Länge wie den lebenden zu dehnen). Dagegen ist die Elastizität des abgestorbenen unvollkommener, d. h. nach der Dehnung geht er nur innerhalb enger Grenzen in seine natürliche Form wieder zurück.

Elastizität der Muskeln des intakten Körpers.

Im intakten Körper befinden sich die Muskeln bereits in einem geringen Grade der Dehnung; man ersieht dies an der mäßigen Retraktion, welche nach Loslösung des Muskelansatzes einzutreten pflegt. Dieser geringe Dehnungsgrad ist bei eintretender Contraction von Wichtigkeit, da sich im anderen Falle der Muskel erst um einen gewissen Betrag contrahieren müßte, bevor er bewegend auf die Knochen wirken könnte. —

Die Haltung der untätigen Glieder entspricht der Resultante des elastischen Zuges der verschiedenen Muskelgruppen.

Elastizität des tätigen Muskels.

Die Elastizität des tätigen Muskels. — Der tätige Muskel ist dehnbarer als der ruhende, d. h. er wird durch dasselbe ziehende Gewicht noch mehr verlängert als der ruhende. Aus diesem Grunde ist auch der tätige Muskel, wie man an einem ausgeschnittenen contrahierten Muskel prüfen kann, weicher; die scheinbare größere Härte, welche angespannte contrahierte Muskeln zeigen, rührt nur von der Spannung derselben her. Der ermüdete Muskel ist weniger dehnbar als der nicht ermüdete (*Dontas*[41]).

Mit der Zunahme der Verkürzung des tätigen Muskels nimmt desseu Dehnbarkeit zu. Nur im Beginn der Contraction ist die Dehnbarkeit kleiner als in der Ruhe. Im Tetanus, in welchem die Verkürzung weit größer ist als während einer Zuckung, ist gleichwohl die Dehnbarkeit geringer als während der Zuckung (*Schenck*[42]).

Methode der Untersuchung.

Methode: — *Ed. Weber* stellte die Versuche in folgender Weise an. Der senkrecht aufgehängte M. hyoglossus des Frosches wurde zuerst ruhend seiner Länge nach gemessen. Hierauf wurde er durch Induktionsschläge in Tetanus versetzt und abermals gemessen. Nun wurden nacheinander stets größere Gewichte angehängt und es wurde die Dehnung des ruhenden und darauf die Länge des tetanisierten (dasselbe Gewicht tragenden) bestimmt. Das Maß, um welches sich der tätige belastete aus dem untätigen belasteten Zustande verkürzt, ist die „Hubhöhe". Bei zunehmender Belastung wird die Hubhöhe stets kleiner; — endlich kann sich der sehr stark belastete tetanisch gereizte Muskel gar nicht mehr contrahieren, d. h. die Hubhöhe wird gleich Null.

Sehr bequem zur Ausführung bringt der Apparat von *Blix*[43] die Zeichnung der Längenkurven des durch Gewichte belasteten ruhenden und contrahierten Muskels, wie es Fig. 139 erläutert: — Zwischen zwei Leisten *(R.R)* ist das rechtwinkelige Stück *(A.B.C)* horizontal verschiebbar. Dieses trägt an seinem senkrechten Teile den frei niederhängenden Muskel *(m)*, welcher an dem Schreibhebel *(SS)* befestigt ist, der im Scharnier mit dem horizontalen Teile (unweit *C*) in Verbindung steht. Auf dem Schreibhebel ist ein Stäbchen *(dd)* verschiebbar, welches unten ein Gewicht trägt. Wird das Winkelstück *(A.B.C)* in der Richtung des Pfeiles verschoben, so gleitet das belastete Stäbchen *(dd)* stets näher an den Muskel heran, welcher so stetig stärker belastet wird.

Es wird zuerst bei ruhendem Muskel *(m)* durch die geschilderte Verschiebung die Kurve *o.a.b.c.e* gezeichnet; darauf während tetanischer Reizung des Muskels die Kurve *h.i.k.*

Aus der größeren Dehnbarkeit des contrahierten Muskels lassen sich aber noch keine Schlüsse auf den Einfluß des Erregungszustandes auf die Elastizität des Muskels ziehen, da die bei der Erregung wirksam werdende Contractionskraft und die hierdurch bedingte Formänderung des Muskels die Verhältnisse komplizieren. Man hat daher die Elastizität des tätigen Muskels untersucht durch Messung der Schwingungszeit von Torsionsschwingungen. *Kaiser*[44] fand dabei, daß ein specifischer Einfluß der Erregung auf die Elastizität des Muskels nicht vorhanden ist. Die Elastizität des Muskels ist am geringsten, wenn seine Länge gleich der ist, die ihm im unbelasteten Ruhezustand zukommt. Wird der Muskel länger oder kürzer, so nimmt seine Elastizität zu, und zwar um so mehr, je bedeutender die Deformierung ist. Nach *Schenck* soll jedoch die Torsionselastizität des Muskels bei der Contraction in der Regel abnehmen, nur ausnahmsweise zunehmen.

Messung der Torsionselastizität.

Unterbindung der Gefäße bewirkt zuerst Abnahme, dann Steigerung der Elastizität; Abtrennung des Nerven vom Muskel hat Abnahme der Elastizität zur Folge (*v. Anrep*[45]).

Glatte Muskeln.

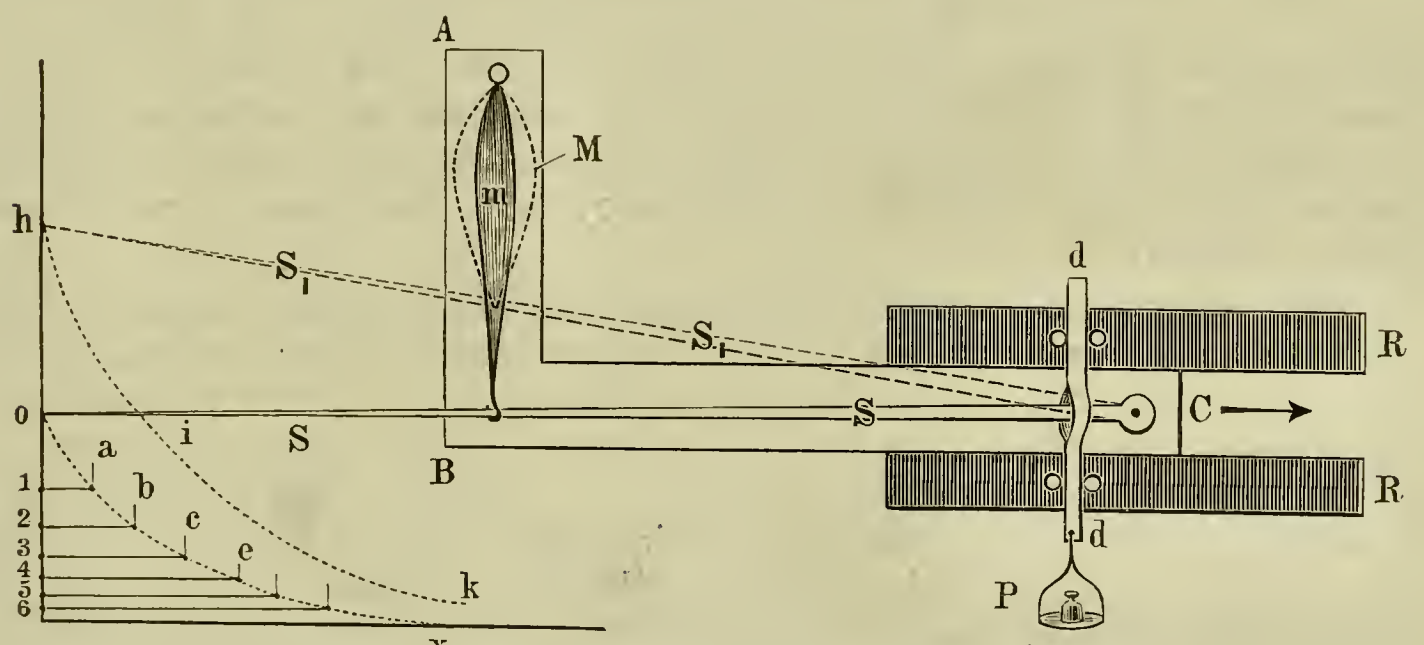
Glatte Muskeln haben ein erheblich niedrigeres Elastizitätsmaß, dabei ist die elastische Nachwirkung viel länger dauernd und an die primäre Dehnung sich unmittelbar

anschließend (*Triepel*[46], *P. Schultz*[47]). [Fibrilläres Bindegewebe hat die größte, elastisches Gewebe eine geringere, glatte Muskulatur die kleinste Elastizität. Die Elastizität eines komplizierten, aus diesen Geweben aufgebauten Organes richtet sich demnach nach dem Reichtum an diesen Elementen (*Triepel*[46])].

Myotonometrie.

Auch an den Muskeln lebender Menschen können Dehnungsversuche angestellt werden (Myotonometrie); jedoch handelt es sich hierbei nicht um einfache physikalische Verhältnisse, denn das Dehnen ruft im Muskel zugleich Veränderungen seiner Erregbarkeit und der Blutfülle, sowie direkte oder reflektorisch erregte Reize hervor, welche die Dehnbarkeit verändern müssen. Wird bei einem Menschen die Fußspitze senkrecht in die Höhe gezogen (durch eine weiterhin über eine Rolle laufende Schnur, an welche Gewichte gehängt werden), so dehnen sich die Wadenmuskeln. *Mosso*[48] u. *Benedicenti*[49] fanden, daß bei steigender Belastung der Muskel in gleichem oder zunehmendem Verhältnis länger wird, wenn die Belastung andauerte und anstieg. Wird jedoch der Muskel vor dem Auflegen des neuen schwereren Gewichtes zuvor völlig entlastet, so nimmt die Länge des gedehnten Muskels mit wachsendem Gewichte ab. Die Dehnungskurve ist weiterhin individuell verschieden, sie zeigt Schwankungen (die mit den Atmungskurven einhergehen), sie kann Nachdehnungen und Nachschrumpfungen zeigen, sie ändert sich bei oftmaliger Wiederholung,

Fig. 139.



Elastizitätszeichner von *Blix*.

bei Wärme und Kälte. Starke plötzliche Dehnung, vorhergehende Willkürcontraction und Ermüdung wirken gleichfalls ein.

Bei einem gewissen hohen Zug zerreißen endlich die elastischen Körper: die „Tragfähigkeit“ des Muskelgewebes bis zum Zerreißen verhält sich für Jugend, mittleres und höchstes Alter annähernd wie 7 : 3 : 2.

213. Die chemische Zusammensetzung des Muskels.

1. Eiweißkörper.

Eiweißkörper.

Um Veränderungen der Eiweißsubstanzen des Muskels nach dem Tode des Tieres zu verhüten, kühlt *W. Kühne*[50] (1859) durch 1%ige Kochsalzlösung entblutete Froschmuskeln auf —10° C ab (Froschmuskeln werden, wenn sie nach dem Einfrieren aufgetaut werden, wieder contractionsfähig, also durch das Durchfrieren chemisch nicht verändert), zerreibt im eiskalten Mörser und preßt den Brei, der schon bei —3° auftaut, durch Leinen aus. Die abgepreßte Flüssigkeit wird kalt filtriert und stellt nun einen neutral oder meist alkalisch reagierenden, leicht gelblich tingierten, schwach opaleszierenden Saft dar, welcher „Muskelplasma“ genannt wird. Dasselbe hat mit dem Blutplasma die spontane Gerinnung gemein. Kälte verhindert die Gerinnung des Muskelplasmas; über 0° erfolgt sie nur sehr langsam, dann mit steigender Temperatur schneller, endlich sehr schnell bei 40° C für Kaltblüter- oder bei 55° C für Warmblüter-Muskeln. Zusatz von Wasser oder etwas Säure zum Muskelplasma ruft sofortige Gerinnung hervor. — *O. v. Fürth*[51] zeigte jedoch, daß dieses Ver-

Muskelplasma.

fahren nach *Kühne* nicht notwendig ist, um die Muskeleiweißkörper unverändert zu erhalten; bei Extraktion der Muskeln mit physiologischer Kochsalzlösung bei Zimmertemperatur erhält man dieselben Resultate.

Im Muskelplasma unterscheidet *Halliburton*[52] fünf verschiedene Eiweißkörper, und zwar drei globulinartige Substanzen: 1. Paramyosinogen (Koagulationstemperatur 47°); — 2. Myosinogen (56°); — 3. Myoglobulin (63°); ferner 4. ein Albumin (73°) und 5. eine Myoalbumose (durch Hitze nicht fällbar). Bei der Gerinnung des Muskelplasmas soll nach *Halliburton* durch das Zusammenwirken zweier Substanzen, nämlich des Paramyosinogens und des Myosinogens die geronnene Substanz, das Myosin, entstehen.

Nach den Untersuchungen *v. Fürths*[51] ist jedoch das Myoglobulin *Hallibur*tons identisch mit dem Myosinogen; das Muskelalbumin gehört nicht dem Muskelplasma als solchem an, sondern stammt aus im Muskel zurückgebliebenen Blutresten (= Serumalbumin), eine Albumose ist in normalen Muskeln nicht nachweisbar.

Eiweißkörper des Muskelplasmas.

Im Muskelplasma aus Säugetiermuskeln unterscheidet *v. Fürth*[51] zwei Eiweißkörper: das Myosin (= Paramyosinogen *Halliburtons*[52] = Muskulin älterer Autoren) und das Myogen (= Myosinogen *Halliburtons*).

Myosin.

Das Myosin — ist eine globulinartige Substanz, koaguliert zwischen 44—50°, ist in Neutralsalzen löslich und durch Dialyse oder durch Verdünnung mit Wasser oder durch Säuren fällbar. Es wird aus seinen Lösungen bereits durch Halbsättigung mit Ammonsulfat niedergeschlagen. Bei längerem Stehen geht das Myosin spontan in eine geronnene Modifikation über, die *v. Fürth*[51] als Myosinfibrin bezeichnet (= Myosin älterer Autoren).

Myogen.

Das Myogen — verhält sich anders wie die Globuline: es ist löslich in destilliertem Wasser, also bei der Dialyse nicht fällbar, es koaguliert erst bei 55—65° und wird erst jenseits Halbsättigung durch Ammonsulfat ausgesalzen. Der Menge nach übertrifft das Myogen das Myosin im Säugetiermuskelplasma um das 3—4fache. Bei der spontanen Gerinnung geht das Myogen zunächst in einen anderen löslichen Eiweißkörper über: das lösliche Myogenfibrin und dieses erst in eine geronnene Modifikation: das Myogenfibrin. Das lösliche Myogenfibrin verhält sich (im Gegensatz zum Myogen) völlig wie ein Globulin: es ist durch Dialyse sowie durch Halbsättigung mit Ammonsulfat fällbar. Es ist charakterisiert durch eine sehr niedrige Koagulationstemperatur (30—40°). Im lebenden Warmblütermuskel kann daher lösliches Myogenfibrin nicht vorkommen, da es ja bei der Körpertemperatur eines Säugetieres bereits gerinnt; dagegen kommen im lebenden Froschmuskel erhebliche Mengen löslichen Myogenfibrins präformiert vor.

Gerinnung des Muskelplasmas.

Bei der Gerinnung des Muskelplasmas sind also zwei Komponenten beteiligt: die Bildung von Myosinfibrin aus Myosin und von Myogenfibrin aus Myogen.

Myoproteid.

Im Muskelplasma der Fische fand *v. Fürth*[51] noch eine eigentümliche, durch Siedehitze nicht koagulable, durch Essigsäure fällbare Eiweißsubstanz: das Myoproteid.

Vergleichendes.

Myosin und Myogen kommen allen Wirbeltierklassen zu; das Myogen fehlt den Wirbellosen. Das lösliche Myogenfibrin findet sich präformiert nur bei Fischen und Amphibien; bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren tritt es nur als sekundäres Umwandlungsprodukt des Myogens auf. Myoproteid findet sich nur bei Fischen in reichlichen Mengen, bei Amphibien höchstens in Spuren, bei Reptilien, Vögeln, Säugetieren fehlt es (*Przibram*[53]).

Muskelstroma.

Die durch Neutralsalzlösungen aus Muskeln extrahierbaren Eiweißkörper bilden nur einen Bruchteil der gesamten darin enthaltenen Eiweißsubstanzen; auch bei noch so lange fortgesetzter Extraktion bleibt das sog. Muskelstroma zurück. Die dasselbe zusammensetzenden Eiweißkörper (Myostromine) sind jedoch nicht genauer bekannt; nach *Kurajew*[54] und *Iljin*[55] sind dieselben P-haltig. Nucleoproteid in geringen Mengen fand *Pekelharing*[56] in Skelettmuskeln, *Botazzi* u. *Duccschi*[57] in reichlicheren Mengen im Herzmuskel.

Der Farbstoff des Muskels (Myohämatin, *Mac Munn*[58]) scheint vom Blutfarbstoff abweichend; die Absorptionsbänder liegen etwas näher zum Rot hin (*Mörner*[59]); nach *Levy*[60] und *Hoppe-Seyler*[61] ist er identisch mit Hämochromogen (pag. 60). Es gibt O-haltiges und reduziertes Myohämatin. — Etwas Nuclein liefern die Muskelkerne. Das Sarcolemma enthält keratinartige Substanz. — Einige Fermente: proteolytisches (*Hedin* u. *Rowland*[62]), diastatisches (*Osborne* u. *Zobel*[63]), glykolytisches(?) und starreerzeugendes (Fibrin-) Ferment finden sich in Spuren; außerdem die Fermente der Harnsäurebildung und -Zerstörung (pag. 377). *Farbstoff.* *Nuclein.* *Fermente.*

Eiweißkörper der glatten Muskeln. — *Velichi*[64] (unter *I. Munk*) erhielt durch Extraktion des blutfreien Muskelmagens des Schweins oder der Gans mit physiologischer Kochsalzlösung ein neutral reagierendes Plasma, das bei Zimmertemperatur allmählich gerann. Darin fand sich ein Globulin (Koagulationstemperatur 54—60°), ein Albumin (46—50°), $1^1/_2$—2mal soviel wie Globulin, endlich ein Nucleoproteid, etwa 5mal soviel wie in quergestreiften Muskeln (Reichtum an Zellkernen). *Eiweißkörper der glatten Muskeln.*

2. Fette — hauptsächlich im interfibrillären Fettgewebe (bei gemästeten Tieren 30% und mehr), in geringer Menge auch in der Muskelsubstanz selbst (vgl. § 144). — Lecithin (*Erlandsen*[65]) und Cholesterin. *Fette.*

3. Kohlehydrate. — Glykogen (vgl. § 116, 2) in wechselnder Menge, je nach dem Zustande des Tieres (*Schöndorff*[66] fand im Muskel des Hundes nach reichlicher Fütterung bis zu 3,72%). Es schwindet bei der Arbeit (vgl. pag. 268, 480). Als Abbauprodukte des Glykogens sind gefunden worden: Dextrin und Zucker, und zwar Dextrose (*Panormoff*[67]), daneben noch eine zweite Zuckerart, die sich wie Isomaltose verhält (*Pavy* u. *Siau*[68]); nach *Osborne* u. *Zobel*[63] handelt es sich dabei um Maltose. *Kohlehydrate.*

4. Extraktivstoffe. — a) N-haltige: Kreatin, Kreatinin (pag. 24, 380). — Purinkörper (pag. 25) (*Micko*[69]) nämlich Hypoxanthin, Xanthin, Guanin, Carnin (*Weidel*[70], ein äquimolekulares Gemisch von Hypoxanthin und Inosin, das seinerseits eine Verbindung von Hypoxanthin und Pentose darstellt, *Haiser* u. *Wenzel*[71]), Harnsäure (? *Scaffidi*[72]) — Harnstoff (pag. 373) — Carnosin (*Gulewitsch* und *Amiradzibi*[73], vielleicht ein Dipeptid aus Histidin und Alanin, *Gulewitsch*[74]) — Inosinsäure (eine Nucleinsäure, die bei der Aufspaltung quantitativ in Phosphorsäure, Hypoxanthin und Pentose zerfällt, *Neuberg* u. *Brahm*[75], *Bauer*[76]) — Phosphorfleischsäure (Nukleon) (*Siegfried*[77]). *Extraktivstoffe.*

Aus *Liebig*schem Fleischextrakt haben *Gulewitsch* u. *Krimberg*[78], sowie *Kutscher*[79] noch eine Reihe weiterer Basen isoliert.

b) N-freie: Milchsäure (sog. Fleischmilchsäure oder Paramilchsäure, pag. 24) — Spuren flüchtiger Fettsäuren (Ameisen-, Essig-, Buttersäure) — Inosit (pag. 24).

5. Salze — vorwiegend Kalium-, Magnesium- und Calciumphosphat sowie Chlornatrium. *Salze.*

6. Von Gasen — findet sich CO_2 [15—18 Vol.-Proz. (*Stintzing*[80]), teils absorbierte, teils chemisch gebundene]; etwas absorbierter N, aber kein O, obwohl der Muskel aus dem Blut fortwährend O aufnimmt (*Hermann*[81]). Die Muskeln enthalten eine Substanz, die durch Zersetzung CO_2 liefert; Arbeit verbraucht dieselbe, so daß stark ermüdete Muskeln weniger CO_2 erzeugen können (*Stintzing*[80]). *Gase.*

214. Die Muskelstarre (Totenstarre, Rigor mortis).

Begriff der Starre.

Ausgeschnittene, quergestreifte sowie glatte Muskeln, ebenso auch die Muskeln des intakten Körpers einige Zeit nach dem Tode, verfallen in einen unten näher zu charakterisierenden Zustand der Starre, den man Muskelstarre nennt. Werden die Muskeln der Leiche hiervon ergriffen, so nimmt der ganze Kadaver völlige Steifheit an („Leichenstarre"). Die Ursache dieser Erscheinung liegt in einer Gerinnung des Myosins und Myogens innerhalb der Muskelfasern (*Saxl*[82]). Während dieses Festwerdens wird Wärme frei (*Fick* u. *Dybkowsky*[83]).

Eigenschaften der starren Muskeln.

Der starre Muskel zeigt folgende Eigenschaften: er ist verkürzt, verdickt, steif, derb und fest, trüb und undurchsichtig, unvollkommen elastisch, weniger dehnbar und weniger leicht zerreißlich, der elektrische Strom desselben ist erloschen. Während des Absterbens des Muskels und des Eintrittes der Starre nimmt der Glykogengehalt ab (*Werther*[84]):

Glykogenschwund.

postmortaler Glykogenschwund, wird die Reaktion sauer (*Du Bois-Reymond*[85]) (aber nur beim quergestreiften, nicht beim glatten

Säurebildung.

Muskel) durch Bildung von Milchsäure und Phosphorsäure, und wird freie CO_2 entwickelt (*Hermann*[81]).

Nach *Kisch*[86] wird der postmortale Glykogenschwund durch ein diastatisches Ferment hervorgerufen. — Man hat die Entstehung der Milchsäure auf den gleichzeitigen Glykogenschwund zurückgeführt; *Böhm*[87] zeigte aber, daß die Milchsäure zunehmen kann ohne Veränderung des Glykogengehaltes. — Die Gerinnung der Muskeleiweißkörper kann erfolgen auch ohne Mitwirkung von Säure, sie wird aber durch die Säurebildung im Muskel befördert; alle Momente, welche die Säurebildung im Muskel erhöhen (Muskelanstrengungen, Krämpfe etc.), befördern daher auch den Eintritt der Starre (*v. Fürth*[88]). — CO_2 entwickelt der starre Muskel um so weniger, je mehr er vorher bei etwaiger Tätigkeit bereits abgegeben hatte (*Hermann*[81]).

Erregbarkeit.

Die Erregbarkeit des Muskels ist nach dem Eintritt der Starre im allgemeinen geschwunden. *Mangold*[89] zeigte jedoch, daß die Erregbarkeit den Eintritt der Starre, ja sogar die Lösung derselben noch stundenlang überdauern kann, wenn die Muskeln in physiologische Kochsalzlösung eingelegt werden. Ebenso können Muskeln, die völlig starr geworden sind, durch Einlegen in physiologische Kochsalzlösung wieder erregbar gemacht werden.

Verlauf der Starre.

Der Eintritt der Starre beim Menschen erfolgt zwischen 10 Minuten und 7 Stunden nach dem Tode; ebenso wechselnd ist ihre Dauer: von 1—6 Tagen. Nach dem Vergehen derselben werden die Muskeln wieder weich: Lösung der Starre. — Dem Eintritte der Starre geht stets ein

Einwirkungen auf die Starre.

Erlöschen der Nerventätigkeit voraus. Deshalb werden zuerst die

Verlust der Reizbarkeit.

Muskeln des Kopfes und Nackens und weiterhin absteigend die übrigen ergriffen. Ebenso werden diejenigen Muskeln, welche zuerst abzusterben pflegen, eher starr, z. B. beim Frosche die Flexoren vor den Extensoren (*Langendorff*[90], *Meirowsky*[91]). Bei den zuerst erstarrten Muskeln tritt auch

Muskelaktion.

zuerst wieder die Lösung ein. Sehr lebhafte Muskelaktionen vor dem Tode (z. B. Krämpfe bei Tetanus, Cholera, Strychnin- und Opiumvergiftung) bedingen eine schnelle und intensive Starre, wahrscheinlich infolge der stärkeren Säurebildung bei der Muskeltätigkeit, die den Eintritt der Starre begünstigt (s. oben). Das Herz erstarrt relativ schnell (früher als die anderen Muskeln) und stark. Weiße Muskeln werden früher und schneller starr als rote (*Bierfreund*[92]). Zu Tode gehetztes Wild kann in

wenigen Minuten erstarren. Die Angabe, daß Föten vor dem 7. Monate nicht erstarren, trifft nicht zu (*Lange*[93], *Seitz*[94]). Auf 0° C abgekühlte Froschmuskeln erstarren erst nach 4—7 Tagen. — Sehr früh erstarren die glatten Muskeln der Warmblüter, frühestens nach 10 Minuten (*Meirowsky*[91]).

Haltung des Körpers und der Glieder.

Die Haltung des ganzen Körpers während der Starre — ist zumeist die, wie sie beim Tode gewesen war; die Stellung der Glieder ist der Resultierenden der verschiedenen Muskelanspannungen entsprechend. Hatten die Glieder vordem eine andere Lage, so sieht man sie oft beim Erstarren sich bewegen: namentlich beugen sich leicht die Arme und Finger. Tritt in einzelnen Muskelgruppen die Starre besonders stark und schnell hervor, so kann dadurch eine auffallende Haltung erzeugt werden („Fechterstellungen der Choleraleichen"). Bei sehr schnellem Eintritt der Starre verbleibt mitunter der Körper in derselben Position, in welcher er im Todesmomente gewesen (z. B. auf dem Schlachtfelde).

Blutgehalt.

Das ursächliche Moment für den Eintritt der Starre, d. h. für die Gerinnung der Muskeleiweißkörper ist zurzeit nicht bekannt. Unzweifelhaft spielt aber bei der Erzeugung der Starre das Aufhören der normalen Ernährung der Muskeln eine wichtige Rolle. Unterbindung der Muskelarterien bewirkt bei Warmblütern zuerst einige Minuten dauernd gesteigerte Erregbarkeit der Muskelsubstanz, dann rasches Absinken derselben (*Schmulewitsch*[95]) und im Anschlusse hieran das Eintreten der Starre (*Joh. Swammerdam; Nic. Stenson* 1667). (Bei Kaltblütern erfolgt der Eintritt der Starre nach der Unterbindung der Muskelgefäße erst nach Verlauf mehrerer Tage.) Gibt man, ehe die Starre völlig ausgebildet ist, die Circulation wieder frei, so erholt sich der Muskel wieder. *Brown-Séquard*[96] vermochte selbst 4 Stunden nach dem Tode menschliche Leichname durch Einspritzen frischen O-haltigen Blutes wieder weich und reizbar zu machen, *Heubel*[97] das Froschherz sogar nach $14^1/_2$ Stunden. Leiteten *C. Ludwig* u. *Al. Schmidt*[98] durch ausgeschnittene Muskeln O-haltiges Blut, so wurde der Eintritt der Starre lange hingehalten (durch O-freies Blut gelingt dies nicht); *Fletcher*[99] konnte durch reichliche Zufuhr von O den Verlust der Erregbarkeit in einem überlebenden Muskel stark verzögern, den Eintritt der Totenstarre aber beliebig lange verhindern (vgl. *Winterstein*[100]), sogar unter Bedingungen, welche den Eintritt derselben erfahrungsgemäß beschleunigen. Er nimmt an, daß bei ungenügender O-Zufuhr im Muskel intermediäre Stoffwechselprodukte entstehen, welche die Starre beschleunigen; bei reichlicher O-Zufuhr werden sie dagegen bis zu CO_2 verbrannt. (Vgl. pag. 479.) Nach bedeutenden Blutverlusten tritt die Starre relativ früh auf. Unterhält man in toten Froschmuskeln eine künstliche Circulation mit schwach alkalischen Flüssigkeiten, so bleibt die Starre aus (*Schipiloff*[101]).

Stenson-scher Versuch.

Durchschneidung der Nerven.

Vorherige Durchschneidung oder Lähmung der motorischen Nerven hat in den betreffenden Muskeln späteren Eintritt der Starre zur Folge (*v. Eiselsberg*[102], *v. Gendre*[103], *Nagel*[104]). Der Grund liegt vielleicht in dem größeren Blutreichtum dieser Muskeln (wegen gleichzeitiger Lähmung der Vasomotoren), vielleicht aber auch darin, daß von den absterbenden Centralteilen aus den Muskeln, die noch mit dem Centralnervensystem in Verbindung stehen, dauernd schwache Reize zufließen, welche den Eintritt der Starre befördern: reizt man die Muskeln anhaltend mit ganz schwachen Reizen, die noch keine Contraction hervorrufen, so tritt in diesen Muskeln die Starre früher ein (*Meirowsky*[91]). — Nach *Ewald* u. *Willgerodt*[105] haben die Ohrlabyrinthe, als tonusbeherrschende Organe, gleichfalls einen Einfluß auf den Verlauf der Starre.

Auch das Gefrieren und Wiederauftauen bewirkt schnellere Starre; befördert wird sie ferner auch durch mechanische Insulte.

Lösung der Starre. Nachdem die Starre einige Zeit bestanden hat, tritt die Lösung der Starre ein; es ist ebenfalls nicht bekannt, wie diese zustande kommt. Zugleich entwickelt sich unter Auftreten von zahlreichen Mikroorganismen *Fäulnis.* die Fäulnis; die Lösung der Starre ist aber nicht etwa durch die Fäulnis bedingt, denn auch in steril aufbewahrten und steril gebliebenen Muskeln tritt Lösung der Starre ein (*Karpa*[106]).

Künstliche Starre: Künstlich kann die Starre erzeugt werden:

Wärmestarre. 1. Durch Wärme — („Wärmestarre", *Pickford*[107]); sie erfolgt bei Kaltblütern bei 40°, bei Säugern bei 47° C, bei Vögeln gegen 53° C durch Gerinnung der Eiweißkörper der Muskeln. Hierbei findet starke CO_2-Abgabe statt (*Fletcher*[99]), weniger nach vorausgegangenem Tetanisieren. Daß die Wärmestarre bei Kaltblütern schon bei niedrigerer Temperatur eintritt als bei Warmblütern, erklärt sich daraus, daß die Kaltblütermuskeln lösliches Myogenfibrin präformiert enthalten, welches schon bei 30—40° C gerinnt (vgl. pag. 474). — (Ähnlich verfällt auch das Protoplasma, z. B. der Amöben, in Wärmestarre.)

Ein totenstarrer Muskel kann beim Erwärmen noch Wärmestarre zeigen. Daraus folgt, daß gewöhnlich bei der Totenstarre noch nicht alle koagulablen Eiweißkörper des Muskels geronnen sind. — Werden Froschmuskeln in *Ringer*scher Lösung langsam erwärmt, so kann man 5 Verkürzungsstufen unterscheiden, die offenbar auf die Koagulationstemperaturen der verschiedenen Eiweißstoffe der Muskeln zu beziehen sind; doch ergeben sich dabei eine Reihe von Abweichungen (*v. Frey*[108], *Inagaki*[109]).

Wasserstarre. 2. Durchströmung eines Muskels mit destilliertem Wasser — ruft die „Wasserstarre" hervor (*Swammerdam, Pickford*[107]); es handelt sich hierbei jedoch nicht um eine echte Starre mit Ausfällung der Eiweißkörper, sondern um eine Quellung der Muskeln durch die Diffusion des Wassers in die Muskelfasern.

Chemische Starre. 3. Chemische Starre. — Alle Stoffe, welche Eiweiß fällen, vermögen natürlich im Muskel Starre zu erzeugen. Verdünnte Säuren rufen die Säurestarre hervor durch Fällung der Muskeleiweißkörper; so tritt z. B. nach Injektion von 0,1—0,2% Milch- oder Salzsäure in die Gefäße von Froschmuskeln sofort Starre ein, die durch 0,5% Säure, durch neutralisierende Sodalösung oder durch 13% Chlorammoniumlösung wieder aufgehoben wird. Aber auch zahlreiche andere chemische Substanzen erzeugen Starre, ohne daß die Art der Wirkung immer völlig klargestellt wäre. *v. Fürth*[110] zeigte, daß die Substanzen, welche beim lebenden Tier Muskelstarre erzeugen, die Gerinnung des Muskelplasmas befördern. Dagegen bewirkt Natriumfluorid, in die Gefäße eingespritzt, eine sofortige Starre, befördert aber die Gerinnung des Muskelplasmas nicht, sondern wirkt vielmehr hemmend.

Auffassung der Starre als Quellungsvorgang. *v. Fürth* u. *Lenk*[111] haben im Gegensatz zu der bisherigen Vorstellung neuerdings die Anschauung entwickelt, daß die Totenstarre nicht ein Gerinnungs-, sondern ein Quellungsvorgang der fibrillären Elemente sei, der durch die postmortale Säurebildung ausgelöst wird. Dagegen betrachten sie die Lösung der Starre als einen Gerinnungsvorgang in den Plasmaeiweißkörpern des Muskels; die Eiweißgerinnung geht nämlich mit einem verminderten Wasserbindungsvermögen, also mit einem Entquellungsvorgang einher. — Die Wärmestarre würde danach im Gegensatz zur Totenstarre eine Koagulationsstarre sein, die chemische Starre dagegen ebenfalls eine Quellungsstarre.

215. Stoffwechsel im Muskel.[112]

Die Quelle der Muskelkraft.

Gaswechsel im ruhenden Muskel. 1. Der ruhende Muskel — entnimmt fortwährend dem durchströmenden Capillarblute O und gibt CO_2 an dasselbe ab. Auch ausgeschnittene, ent-

blutete Muskeln zeigen einen zwar geringeren, aber analogen Gasaustausch (*G. v. Liebig*[113]). Dieser Gaswechsel beweist, daß auch im ruhenden Muskel fortgesetzt Verbrennungen sich vollziehen; die frei werdende Spannkraft wird dabei nur in Wärme übergeführt.

Die von dem ausgeschnittenen, ruhenden, „überlebenden" Muskel abgegebene CO_2 ist teilweise im Muskel bereits vorgebildet vorhanden, teilweise wird sie noch nachträglich erzeugt durch Zersetzungsvorgänge, welche die Starrebildung begleiten. Bei Abwesenheit von O wird die CO_2-Abgabe des überlebenden Muskels eingeschränkt, in reinem O dagegen stark vermehrt (*Fletcher*[99]) (vgl. pag. 477).

Der tätige Muskel

II. Im tätigen Muskel — sind die Blutgefäße [und zwar die größeren Muskelgefäße, nicht die Capillaren (*Heilemann*[114])] stets erweitert (*C. Ludwig* u. *Sczelkow*[115]), es werden nämlich zugleich mit den motorischen Nerven die in denselben Stämmen mit ihnen zusammen liegenden vasodilatatorischen Nerven jedesmal mit erregt. — Die durch den Muskel fließende Blutmenge ist daher bei der Arbeit stark vermehrt; nach *Chauveau* u. *Kaufmann*[116] fließt durch den M. levator labii des Pferdes beim Kauen die siebenfache Blutmenge. Die lebhaftere Blutversorgung ist für die stark gesteigerten Zersetzungen erforderlich. Dementsprechend zeichnet sich auch der tätige Muskel durch eine Reihe chemischer Veränderungen vor dem ruhenden aus:

reagiert sauer.

1. Der ruhende Muskel reagiert alkalisch oder richtiger amphoter: rotes Lackmoid bläuend, aber auch auf Kurkumapapier säureartig einwirkend. Die Reaktion (nicht des glatten, *P. Schultz*[117]) geht im tätigen Muskel in die saure über (*Du Bois-Reymond*[85] 1859).

Die bei der Muskeltätigkeit entstehende Säure ist, wenigstens zum Teil, Milchsäure (*Werther*[84]); sie stammt höchst wahrscheinlich aus dem Glykogen, resp. dem Zucker des Muskels. Der Milchsäuregehalt tätiger Muskeln ist von einigen Forschern höher gefunden worden als in ruhenden Muskeln (*Moleschott* u. *Battistini*[118], *Marcuse*[119]); dagegen fanden *Pflüger* u. *Warren*[120]. *Astaschewsky*[121], *Heffter*[122] den Milchsäuregehalt tätiger Muskeln sogar vermindert. Vielleicht ist der Widerspruch so zu erklären, daß die bei der Muskeltätigkeit gebildete Milchsäure durch das Blut ausgeschwemmt oder unter bestimmten Verhältnissen auch im Muskel selbst weiter verbrannt wird. *Spiro*[123] wies in dem Blute von Tieren nach längerer Tetanisierung der Muskeln der hinteren Extremitäten erhebliche Mengen von Milchsäure nach; nach starken Muskelanstrengungen wird Milchsäure auch im Harne gefunden (vgl. pag. 388), die Blutalkalescenz ist herabgesetzt (pag. 31). *Fletcher* u. *Hopkins*[124] wiesen nach, daß Milchsäure im tätigen Muskel nur bei Sauerstoffmangel gebildet wird, bei ausreichender Sauerstoffversorgung aber fehlt (vgl. pag. 481). Neben der Milchsäurebildung kommt im tätigen Muskel auch eine Entstehung von anorganischer Phosphorsäure in Betracht (*Weyl* u. *Zeitler*[125]); dieselbe entsteht aus dem Umsatz organischer Phosphorverbindungen (Lecithin, Nuclein) (*Macleod*[126]).

verbraucht mehr O.

2. Der tätige Muskel verbraucht mehr O, und zwar: — a) nimmt der gesamte Körper während der Arbeit sehr viel mehr an O auf, bis zu der 10fachen Menge und noch mehr (vgl. § 88. 1). — b) Das Venenblut fließt O-ärmer aus tätigen Extremitätenmuskeln ab. Die Steigerung des Gaswechsels hält noch an in der auf die Arbeit unmittelbar folgenden Ruhezeit (*v. Frey*[129]). — c) Auch an ausgeschnittenen entbluteten Muskeln läßt sich eine O-Zehrung nachweisen. Allerdings ist für kürzere Tätigkeit des Muskels der O nicht unbedingt erforderlich, da der ausgeschnittene Muskel noch im Vakuum oder in O-freien Gasgemischen eine Zeitlang zu arbeiten vermag und kein freier O aus seinem Gewebe erhalten werden kann (*Hermann*[81]). — Froschmuskeln entziehen leicht reduzierbaren Substanzen den O (so entbläuen sie z. B. Indigolösung), und zwar wirken

ausgeruhte Muskeln weniger energisch als tätig gewesene (*Grützner*[130], *Gscheidlen*[131]).

Der tätige Muskel produziert mehr CO_2.

3. Der tätige Muskel scheidet bedeutend mehr CO_2 aus, als während der Ruhe: — a) Lebhafte Muskeltätigkeit steigert bedeutend die gesamte CO_2-Ausscheidung des Körpers bis auf das 10fache und darüber hinaus (vgl. § 88. 1). — b) Das Venenblut fließt CO_2-reicher aus den tetanisierten Extremitätenmuskeln zurück (*C. Ludwig* u. *Sczelkow*[115]). — c) Auch ausgeschnittene contrahierte Muskeln scheiden reichlicher CO_2 aus (*Matteucci*[127], *Valentin*[128], *Hermann*[81]).

Der Glykogengehalt nimmt ab.

4. Der Glykogengehalt des Muskels nimmt bei der Arbeit desselben ab (*Brücke* u. *Weiss*[132]); durch erschöpfende, lange anhaltende Arbeit kann sogar fast der ganze Glykogenvorrat des Körpers verbraucht werden, durch lange unterhaltene Strychninkrämpfe können Tiere völlig glykogenfrei gemacht werden (vgl. pag. 268). Das Glykogen wird dabei zunächst in Zucker verwandelt, der Zuckergehalt der Muskeln nimmt beim Tetanisieren zu (*Ranke*[133]). Für das verbrauchte Glykogen strömt den Muskeln von der Leber her aus dem dort abgelagerten Glykogen neuer Zucker zu (pag. 269); der Zuckergehalt des Blutes erleidet in den arbeitenden Muskeln eine Abnahme (*Chauveau* u. *Kaufmann*[116], *Cavazzani*[134]). — Aber auch völlig glykogenfreie Muskeln vermögen noch Arbeit zu leisten (*Luchsinger*[135], *Jensen*[136]).

Verhalten der Extraktivstoffe.

5. Der tätige Muskel enthält weniger in Wasser lösliche, dagegen mehr in Alkohol lösliche Extraktivstoffe (*v. Helmholtz*[137] 1845).

Siegfried[77] beobachtete eine Abnahme der Phosphorfleischsäure. — Nach *Monari*[138] ist die Summe des Kreatins und Kreatinins bei der Muskeltätigkeit bedeutend erhöht; im allgemeinen zeigen beide im ermüdeten Muskel eine Zunahme, zuweilen ist jedoch das Kreatin vermindert, dafür aber das Kreatinin um so stärker vermehrt. Das Kreatinin ist ein Umwandlungsprodukt des Kreatins, im ermüdeten Muskel kann die Menge des Kreatinins die des Kreatins erheblich übersteigen, im ruhenden Muskel ist regelmäßig das Gegenteil der Fall. Angestrengte Muskeltätigkeit bewirkt vermehrte Kreatininausscheidung im Harne (pag. 380).

6. Während der Contraction nimmt der Wassergehalt des Muskelgewebes zu (der des Blutes entsprechend ab) (*J. Ranke*[139]).

Quelle der Muskelkraft.

Quelle der Muskelkraft. — Die Frage, welche Stoffe bei der Muskeltätigkeit als Quelle der Muskelkraft dienen, ist lange Zeit strittig gewesen. Jedenfalls besteht kein wesentlicher Unterschied zwischen den Stoffen, die in der Ruhe und die bei Arbeit im Muskel verbrennen; denn der respiratorische Quotient ändert sich bei Übergang von Ruhe zur Arbeit nicht (vgl. pag. 193).

Fick u. *Wislicenus*[140] sowie *v. Voit*[141] und *v. Pettenkofer* waren durch ihre Versuche zu dem Resultate gekommen, daß durch angestrengte Arbeit die 24stündige N-Ausscheidung nicht in irgendwie erheblicher Weise gesteigert wird (während O-Verbrauch und CO_2-Abgabe bedeutend zunehmen), vorausgesetzt, daß der Körper über ausreichendes C-haltiges Material in seinen Geweben (Glykogen, Fett) oder in der Nahrung verfügt. Sie schlossen daher, daß nicht das Eiweiß, sondern vielmehr die N-freien Stoffe der Nahrung die Quelle der Muskelkraft seien.

Im Gegensatze dazu zeigte *Pflüger*[142], daß ein äußerst magerer Hund, welcher $^3/_4$ Jahre lang nur mit Fleisch gefüttert wurde, dessen Gehalt an Fett und Kohlehydraten so gering war, daß er für die Erzeugung der Herzarbeit nicht genügte, bei dieser Ernährung ganz bedeutende Arbeitsleistungen (bis zu 109608 *kgm* pro Tag) vollbringen konnte und andauernd leistungsfähig blieb. Befand sich der Hund mit einem bestimmten Quantum mageren Fleisches bei Muskelruhe in Stoffwechselgleichgewicht, so mußte er,

wenn nunmehr eine vieltägige Arbeitsperiode begann, eine bestimmte Zulage mageren Fleisches erhalten, wenn sein Körpergewicht gleich bleiben sollte. Erhielt er keine Zulage, so nahm in der Arbeitsperiode sein Körpergewicht ab. In diesem Falle konnte also nur das Eiweiß die Quelle der Muskelkraft gewesen sein.

Es folgt aus diesen (und zahlreichen anderen) Versuchen, daß die Quelle der Muskelkraft sowohl im Eiweiß wie im Fett und Kohlehydrat liegen **kann.** Aus welchem Stoffe im bestimmten Falle die Muskelkraft entsteht, hängt von der Art der Ernährung ab. Beim Carnivoren, der sein gesamtes Nahrungsbedürfnis mit Fleisch befriedigen kann (§ 150), wird bei dieser Ernährung das Eiweiß die Muskelkraft liefern; dagegen treten beim Omnivoren (Mensch) und Herbivoren, welche stets einen großen Teil ihres Nahrungsbedürfnisses mit N-freien Stoffen befriedigen, Fett und Kohlehydrate als Quelle der Muskelkraft in den Vordergrund.

Muskeltätigkeit bei Sauerstoffmangel.

Unter normalen Verhältnissen, bei reichlicher Sauerstoffzufuhr zum Muskel durch die erweiterten Gefäße, vollzieht sich die Muskelarbeit auf Grund einer Spaltung und Oxydation der Nährstoffe. Der Muskel kann aber auch bei vollständigem Fehlen von Sauerstoff Arbeit leisten (vgl. pag. 479). Auch bei der Tätigkeit ausgeschnittener, nicht mehr durchbluteter Muskeln, die in atmosphärischer Luft sich befinden, wird im Innern der Muskeln Sauerstoffmangel bestehen, da der Sauerstoff von außen nur sehr langsam eindringen kann. Aber sogar im intakten Körper wird bei plötzlichem Übergang von Ruhe zu starker Muskeltätigkeit die Sauerstoffversorgung nicht sofort den gesteigerten Ansprüchen genügen können, also eine Zeitlang Sauerstoffmangel bestehen. Unter diesen Umständen (anaërobe Muskeltätigkeit, vgl. pag. 203) kann die für die Muskelarbeit erforderliche Energie nur aus der Spaltung größerer Moleküle in kleinere stammen. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um eine Spaltung des Traubenzuckers (der aus dem Glykogen des Muskels entsteht) in Milchsäure: $C_6H_{12}O_6 = 2C_3H_6O_3$; dabei wird allerdings die chemische Energie des Traubenzuckers nur zum geringsten Teile ausgenutzt. *Zuntz*[143] sieht daher die besondere Rolle der Kohlehydrate bei der Muskeltätigkeit darin, daß sie bei fehlendem Sauerstoff Energie zu liefern vermögen; ein gewisser Vorrat an Kohlehydrat im Muskel ist daher nötig, um die stete Arbeitsbereitschaft des Muskels auch unter Verhältnissen zu gewährleisten, wo es an Sauerstoff fehlt.

216. Erregung des Muskels. Muskelreize.

Begriff der Erregbarkeit und der Reize.

Unter Erregbarkeit des Muskels versteht man die Fähigkeit desselben, auf Reize, welche ihn treffen, sich zu verkürzen (*Glisson* 1677). Die Reize können dabei entweder auf den Muskel selbst einwirken: direkte Reizung, oder den Nerven treffen und durch diesen dem Muskel zugeleitet werden: indirekte Reizung. Erregung ist der Zustand der Tätigkeit, in welchen der Muskel durch Reize versetzt wird. Durch die Reize werden im Momente der Tätigkeit die chemischen Spannkräfte des Muskels in Arbeit und Wärme umgesetzt; die Reize wirken somit als „auslösende“ Kräfte. Die dem Körper eigene mittlere Temperatur wirkt am günstigsten auf die Erregbarkeit.

Spezifische Muskelirritabilität.

Daß dem Muskel als solchem (nicht nur durch die in ihm enthaltenen Nerven) Erregbarkeit zukommt (spezifische Muskelirritabilität [*A. v. Haller* 1743]), geht

aus folgenden Tatsachen hervor: 1. Es gibt chemische Reizmittel, welche keine Bewegung veranlassen, wenn sie auf den motorischen Nerven gebracht werden, wohl aber, wenn sie direkt den Muskel treffen: Ammoniak, Kalkwasser, Karbolsäure. — 2. Die Enden des M. sartorius vom Frosche, in denen das Mikroskop keine Nervenendigungen mehr nachzuweisen vermag, reagieren gleichwohl auf direkte Reize durch Contractionen (*Kühne*[144]). — 3. Curare (pag. 485) lähmt die Endigungen der motorischen Nerven, schaltet also alle Einwirkungen der Nerven auf den Muskel aus; der Muskel selbst bleibt dabei aber reizbar. — 4. Einwirkung von Kälte, oder Blutabsperrung vom Muskel bei einem Tiere vernichten die Reizbarkeit des Nerven, nicht aber zugleich die des Muskels. — 5. Der direkt gereizte Muskel zuckt noch längere Zeit, wenn sein motorischer Nerv bereits abgestorben ist; nach Nervendurchschneidungen bleiben die Muskeln selbst dann noch erregbar, wenn die Nerven total fettig entartet sind (*Brown-Séquard*[145], *Bidder*[146]).

Vergleich zwischen direkter und indirekter Reizung.

Derselbe Reiz wirkt stärker erregend vom Nerven aus (indirekte Reizung), als bei direkter Reizung des Muskels. Die maximale Erregung des Muskels tritt bei Reizung vom Nerven aus schon bei einer Reizintensität ein, durch welche der Muskel direkt überhaupt noch nicht erregt wird.

Wenn man daher einen ausgeschnittenen (nicht curaresierten) Muskel vermittelst Elektroden, die seinen Enden direkt angelegt sind, mit einem so starken elektrischen Strome reizt, daß eben maximale Zuckung erfolgt, so ist die Reizung des Muskels nicht eine direkte, auch nicht eine kombinierte direkte und indirekte, sondern eine rein indirekte (*Schenck*[147]).

Schwankungen der Erregbarkeit.

Beim intakten wie beim ausgeschnittenen Muskel nimmt bei der Reizung die Erregbarkeit des Muskels zuerst zu (zum Teil deshalb, weil die Circulation unter Erweiterung der Gefäße lebhafter wird), dann bleibt sie eine Zeitlang gleich, schließlich nimmt sie ab: Ermüdung (vgl. § 225) (*Roßbach* u. *Harteneck*[148]). Bei einer Reihenfolge von gleich starken Reizen nehmen die Zuckungen daher zunächst an Größe zu, bleiben dann gleich hoch und sinken endlich allmählich ab. So kann es auch kommen, daß, während der erste schwache Reiz noch unwirksam ist, der zweite erst eine Zuckung auslöst.

Einfluß der Temperatur.

Abgekühlte Muskeln vom Frosche und solche bei beginnender Austrocknung zeigen eine exzessiv gesteigerte Erregbarkeit, zumal gegen mechanische Reize (*Grünhagen*[149], *Biedermann*[150]). Hieraus erklären sich nach *Landois* die bei Choleraleichen oft auftretenden merkwürdigen Muskelbewegungen.

Absterben der Muskeln.

Nach dem Tode sterben die Muskeln ab (eher noch die ausgeschnittenen), und zwar um so früher, wenn sie ermüdet und stärkeren Reizen ausgesetzt waren. Wärme beschleunigt, Kälte verzögert das Absterben. Dicke Muskeln erhalten sich noch länger (im Innern) als dünne.

Froschmuskeln sterben bei Sommerwärme in 24 Stunden ab, bei mittlerer Wärme in 2—3 Tagen, bei 0° erst nach 12 Tagen, — die der Warmblüter nach $^1/_6$ — 12 Stunden. [Über das Absterben des Herzens vgl. § 38.]

Über die Änderungen der Erregbarkeit gelähmter Muskeln (Entartungsreaktion vgl. § 257).

Die Reize.

Die für den Muskel wirksamen Reize kann man ihrer Art nach in der folgenden Weise unterscheiden (vgl. Nervenreize § 244). Dabei ist zu berücksichtigen, daß die verschiedenen in Betracht kommenden Momente nicht nur selbst den Muskel reizen, sondern auch seine Erregbarkeit (für andere Reize) ändern können.

Der Normalreiz.

1. Der im intakten Körper auf den Muskel durch die Bahn seines Nerven einwirkende physiologische Normalreiz — (willkürliche Bewegung, automatischer Bewegungsimpuls, reflektorische Anregung) ist seiner Natur nach unbekannt.

Chemische Reize.

2. Chemische Reize. In einer 0,6—0,7% Kochsalzlösung erhalten sich Froschmuskeln lange Zeit (unter günstigen Umständen tagelang) bei direkter Reizung erregbar, derartige Lösungen sind also der Muskelsubstanz gegenüber völlig indifferent (*Overton*[36]) |doch wird durch reine Kochsalzlösung die indirekte Erregbarkeit vernichtet, und zwar infolge einer paralysierenden Einwirkung auf die motorischen Nervenendigungen. Diese Wirkung kann aufgehoben werden durch Zusatz geringer Mengen von Kalksalzen (*Locke*[151], *Cushing*[152])]. Aber auch in 0,4% Kochsalzlösung bleiben Froschmuskeln ungefähr ebenso lange am Leben wie in 0,6—0,7%, in 0,3% dagegen nur etwa halb so lange; durch 0,9% Kochsalzlösung werden dünne Froschmuskeln nach einiger Zeit (durch Wasserentziehung) getötet (*Overton*[36]).

Physiologische Kochsalzlösung.

Bedeutung des Na für die Erregbarkeit.

Bringt man dagegen Froschmuskeln in eine 6% Rohrzuckerlösung (welche einer 0,6% NaCl-Lösung ungefähr isosmotisch ist), so verlieren die Muskeln nach einiger Zeit das Vermögen, sich zu contrahieren und Erregungen fortzupflanzen, und zwar dadurch, daß aus der Zwischenflüssigkeit der Muskeln das Chlornatrium ausgewaschen wird. Nach Zusatz einer geringen Menge von NaCl zu der Rohrzuckerlösung kehrt die Erregbarkeit und das Leitungsvermögen der Muskeln zurück; in 6% Rohrzuckerlösungen, welche ca. 0,1—0,12% NaCl enthalten, bleiben die Muskeln ebenso lange erregbar, wie in 0,6—0,7% Kochsalzlösungen. Der niedrigste NaCl-Gehalt einer Lösung, der etwa ausreicht, um die Muskeln merklich erregbar zu halten, beträgt (bei 16—22°) 0,07%. Das Chlornatrium kann durch alle nicht giftigen Natriumsalze (in äquivalenten Mengen) ersetzt werden, ebenso durch Lithium-, nicht dagegen durch Kalium-, Rubidium-, Caesium-, Ammonium-, Magnesium-, Calcium- usw. Salze. Die Anwesenheit von Natrium- oder Lithium-Ionen ist also für die Erregbarkeit des Muskels (ebenso auch der Nerven, vgl. § 244, 2) unentbehrlich (*Overton*[36]).

Wasserentziehung.

Eine Reihe chemischer Substanzen wirkt dadurch auf den Muskel ein, daß sie demselben Wasser entziehen. Durch 0,9% NaCl-Lösungen oder isosmotische Lösungen andrer Natriumsalze oder durch verschieden zusammengesetzte Mischungen von Zucker und Natriumsalzen, die einer 0,9% NaCl-Lösung isosmotisch sind, werden Froschmuskeln nach einiger Zeit getötet (*Overton*[36]). Konzentrierte Zuckerlösungen, Glyzerin, konzentrierte neutrale Salzlösungen reizen den Muskel durch Wasserentziehung. — Wird andrerseits destilliertes Wasser in die Muskelgefäße eingespritzt, so entstehen fibrilläre Zuckungen (*v. Wittich*[153]).

Verschiedenes Verhalten gegen Muskel und Nerv.

Alle chemischen Agenzien, welche hinreichend schnell die chemische Konstitution des Muskelgewebes verändern, sind Muskelreize. Dabei verhalten sich manche Substanzen dem Muskel und Nerven gegenüber verschieden. So wirken nach *Kühne*[154] Mineralsäuren (Salzsäure 0,1%), — Essigsäure, Oxalsäure, — die Eisen-, Zink-, Kupfer-, Silber-, Bleisalze, — Galle, sämtlich schon in schwacher Verdünnung auf den Muskel reizend, erst in viel stärkerer Lösung auf den Nerven. Im Gegensatz dazu wirken Alkalien auf den Muskel erst bei höherer Konzentration, dagegen schon in verdünnter Lösung auf den motorischen Nerven (*Eckhard*[155]). Ammoniak reizt den Muskel (indem es ihm phosphorsaures Magnesium entzieht: auf der Oberfläche der Fasern scheidet sich phosphorsaures Ammonium-Magnesium krystallinisch ab [*Hürthle*[156]]), aber nicht den Nerven (vgl. pag. 482).

Kalium- und Calcium-Wirkung. Lösungen von Kaliumsalzen in verschiedener Konzentration setzen (unabhängig vom osmotischen Druck) den Skelettmuskel auch nach vollständiger Curaresierung in langdauernde Contraction. Lösungen von Calciumsalzen bringen den contrahierten Muskel wieder zur Erschlaffung (*Zoethout*[157]).

Säuren, Kaliumsalze und Fleischextrakt setzen zugleich die Erregbarkeit des Muskels herab, während andere Muskelreizmittel (Alkohol, Natrium- und einige Metallsalze) in geringerer Dosis sie steigern. — *Gase und Dämpfe.* Auch Gase und Dämpfe wirken reizend auf Muskeln: entweder einfache Zuckungen erregend (z. B. HCl) oder sofort Contractur erzeugend (z. B. Cl). Auf den Nerven wirken nur Dämpfe von CS_2 erregend, die meisten (z. B. HCl) töten ohne Erregung (*Kühne* u. *Jani*[158]).

Einfluß des Molekulargewichtes. Bei vergleichenden Versuchen über die Wirkung chemisch verwandter Substanzen dürfen nur chemisch gleiche Mengen, also äquimolekulare Lösungen zur Verwendung kommen (*Grützner*[159]). So wirkt unter den Halogenen am stärksten das Jodnatrium mit seinem hohen Molekulargewicht, am schwächsten das Chlornatrium mit seinem niedrigen. Ebenso wirken Metallverbindungen, ferner die Salze der Erdalkalimetalle; die mit dem höchsten Molekulargewicht erregen am meisten und schädigen am wenigsten. Die folgenden Stoffe schädigen in der Reihenfolge von starker Wirkung bis zur schwachen geordnet: Ammoniak, Kali, Natron, Salz-, Salpeter-, Schwefel-, Phosphorsäure (entsprechend ihrer Avidität), — die Fettsäuren mit größerem Molekül gegenüber denen mit kleineren, — die höheren Alkohole gegenüber den niederen.

Methode der Untersuchung. Bei Versuchen über die chemische Reizung der Muskeln ist es unstatthaft, den Querschnitt des Muskels in die Lösung der Substanz einzutauchen, weil dann eine elektrische Erregung durch den eigenen Strom des Muskels entstehen kann (vgl. § 251). Man muß vielmehr die Substanz in Lösung auf eine umschränkte Stelle der unverletzten Oberfläche des Muskels bringen. Es verrät sich dann schon nach wenigen Sekunden die Reizung durch Contraction oder durch fibrilläre Unruhe der obersten Muskelschichten (*Hering*[160]). Oder man muß den unverletzten Muskel ganz in die zu untersuchende Lösung bringen.

Taucht man einen Sartorius eines curaresierten Frosches bei 10° C in eine Lösung von 5 *g* Na Cl, 2 *g* Na_2HPO_4 und 0,5 *g* Na_2CO_3 auf 1 *l* Wasser, so verfällt der Muskel in rhythmische Contractionen, die bei niederer Temperatur selbst tagelang anhalten können. Es erinnern diese Zusammenziehungen einigermaßen an die Rhythmik des Herzens (*Biedermann*[161], *Samojloff*[162]).

Für glatte Muskeln wirken als chemische Reize: Secale, Aloe, Colocynthen, die Alkalien, — Atropin und Nicotin lähmen in ihnen die nervösen Elemente, ebenso Äther: — Chloroform tötet so auch die Muskelfasern selbst. — CO_2 wirkt in geringen Mengen reizend auf die Nerven, in größeren lähmend, noch stärkere Gaben reizen und lähmen schließlich die Muskelfasern selbst.

Thermische Reize. 3. **Thermische Reize.** — Erwärmt man den Froschmuskel schnell, so tritt gegen 28° C eine allmählich zunehmende Verkürzung ein, die bei 30° C stärker hervortritt und bei 45° C ihr Maximum erreicht; hieran schließt sich dann schnell die Wärmestarre. — Örtliche Abkühlung des Muskels erhöht dessen Reizbarkeit für alle Arten von Reizen (*Gotch* u. *Macdonald*[163]). Der auf 0° abgekühlte und hierbei auf mechanische Reizung sehr erregbare Froschmuskel (*Grünhagen*[149]) wird von Kältegraden unter 0° (bis zur Einfrierung) erregt. Die Wärme läßt die Erregbarkeit schnell schwinden, macht aber dieselbe vorübergehend größer. — Auf die glatte Muskulatur (Frosch) wirkt die Wärme erschlaffend, die Kälte mäßig reizend. Temperaturschwankungen wirken aber auch auf die Nerven dieser Muskulatur: jede Schwankung erzeugt reflektorische Contraction (die nach Lähmung der Nerven ausbleibt) (*P. Schultz*[164]).

Cl. Bernard[165] fand, daß die Muskeln künstlich abgekühlter Tiere (§ 208) sich viele Stunden nach dem Tode reizbar erhalten.

Mechanische Reize. 4. **Mechanische Reize** — aller Art bringen bei jedem plötzlichen einzelnen Insulte eine Zuckung hervor, bei wiederholter Einwirkung Tetanus. Starke lokale Reizungen verursachen an der Stelle der Einwirkung

eine wulstförmige, länger andauernde Contraction (§ 217. 1, 2. a). Eine mäßige Dehnung des Muskels steigert seine Erregbarkeit. — Der mit Veratrin vergiftete Muskel gerät bei mechanischer Reizung in ein bis 1 Minute anhaltendes Wogen und Wühlen in seinen Fasern (*Milrad*[166]).

5. Die elektrischen Reize — siehe Nervenreize (§ 244). *Elektrische Reize.*

Curare, — das Pfeilgift der Indianer Südamerikas, getrockneter Pflanzensaft (aus Rinde und Wurzel) verschiedener Strychnosarten, bewirkt, wenn es in das Blut gebracht oder subcutan einverleibt wird (bei kleineren Dosen nach anfänglicher Reizung) Lähmung der Endorgane der motorischen Nerven, der Nervenendplatte, vgl. pag. 467). Die Muskeln selbst dagegen bleiben reizbar; in der physiologischen Methodik dient daher das Curare dazu, die Wirkung der Nerven auf den Muskel auszuschalten [vgl. pag. 482]: „entnervter Muskel". Ebenso bleiben die sensiblen Nerven, die Zentralorgane und die Eingeweide (Herz, Darm und Gefäße) zunächst ungeschädigt (*Kölliker*[167], *Cl. Bernard*[168]). Bei Warmblütern erzeugt die Lähmung der Atemmuskeln (das Zwerchfell wird zuletzt von allen Muskeln gelähmt) Erstickung, die natürlich ohne Krämpfe erfolgen muß. Frösche, bei denen die Haut das wichtigste Respirationsorgan ist, können bei passender Dosis sich nach tagelanger Regungslosigkeit, während welcher das Gift durch den Harn ausgeschieden wird, völlig wieder erholen (*Kühne*[169], *Bidder*[170]). Stärkere Dosen lähmen auch die Herzhemmungs- und vasomotorischen Nerven. Bei Fröschen werden auch die Lymphherzen gelähmt. Werden die subcutan bereits tödlich wirkenden Dosen vom Magen aus verabfolgt, so erfolgt keine Vergiftung (*Cl. Bernard*[168], *Kölliker*[167]), weil in demselben Maße, wie das Gift von der Magenschleimhaut resorbiert wird, seine Ausscheidung durch die Niere stattfindet. (Aus diesem Grunde ist auch das Fleisch der mit den vergifteten Pfeilen erlegten Tiere unschädlich.) Werden jedoch die Harnleiter unterbunden, so sammelt sich das Gift im Blute und die Vergiftung erfolgt (*Hermann*[171]). Starke Dosen töten aber auch unverletzte Tiere vom Darme aus. — Einen wirklichen Antagonismus gegenüber der Curarewirkung zeigt das Physostigmin: man kann einem curaresierten Muskel durch Physostigmin seine Erregbarkeit vom Nerven aus wiedergeben und ihn dann neuerdings durch Curare lähmen, worauf er durch Physostigmin wieder erregbar gemacht werden kann. Ein durch Curare vollständig gelähmtes Tier erlangt durch Physostigmin-Injektion seine volle Bewegungsfähigkeit zurück. Das Physostigmin hat denselben Angriffspunkt wie das Curare: es erregt die intramuskulären Nervenendigungen, welche das Curare lähmt (*Pál*[172], *Rothberger*[173]). *Wirkung des Pfeilgiftes Curare.* *Physostigmin als Gegengift des Curare.*

217. Gestaltveränderung des tätigen Muskels.

I. Makroskopische Erscheinungen. — 1. Der tätige Muskel verkürzt sich unter gleichzeitiger Zunahme seiner Dicke (*Erasistratus* 304 v. Chr.). *Verkürzung und Verdickung des contrahierten Muskels.*

Der Grad der Verkürzung — (bei sehr reizbaren Fröschen 65—85% [im Mittel 72%] der ganzen Muskellänge) ist von verschiedenen Momenten abhängig (vgl. pag. 491—494): — a) bis zu einem gewissen Grade hat eine Verstärkung des Reizes einen höheren Grad der Verkürzung zur Folge; — b) mit zunehmender Ermüdung nach anhaltender, angestrengter Tätigkeit erfolgt bei gleicher Reizstärke eine geringere Verkürzung; — c) mit steigender Erwärmung bis zu 30° C zeigt der Froschmuskel größere Contraction. Wird die Temperatur weiter gesteigert, so nimmt der Verkürzungsgrad wieder ab. — Beim glatten Muskel beträgt der Grad der Verkürzung im Mittel bei der Einzelcontraction 45%, bei maximalem Tetanus 59% (*P. Schultz*[174]).

Man hat früher vielfach angenommen, daß der Muskel bei der Contraction in seinem Volumen etwas abnehme (*Swammerdam* † 1685), das spezifische Gewicht desselben also entsprechend zunehme. *Ewald*[175] zeigte jedoch, daß die Beobachtungen, auf die sich diese Vorstellung gründete, auf Versuchsfehlern beruhen: das Volumen des Muskels zeigt bei der Contraction keine Veränderung. *Keine Veränderung des Volumens.*

2. Unter normalen Verhältnissen bringen alle den Muskel (wie den motorischen Nerven) treffenden Reize den Muskel in seiner Gesamtheit zur Contraction, da die Erregung stets zu allen Fasern des Muskels weitergeleitet wird (s. § 221). Abweichungen hiervon werden unter ab- *Totale und partielle Contraction.*

normen Bedingungen beobachtet, nämlich: a) bei hochgradiger Ermüdung oder beim Absterben des Muskels ruft eine auf eine beschränkte Stelle des Muskels angebrachte, heftige mechanische Reizung (z. B. Schlag mit einer stumpfen Kante quer auf den Faserverlauf eines Muskels, auch beim gesunden Menschen, besonders bei Ermatteten und schlecht Genährten, *Auerbach*[177], *Curschmann*[178]), aber auch chemische oder elektrische Reizung nur an der getroffenen Stelle allein eine Contraction hervor, so daß sich hier eine wulstförmige Verdickung der Fasern zeigt [„idiomuskuläre Contraction"] (besonders leicht bei den roten Muskeln zu erzeugen, *Grützner* u. *Rösner*[176]); — b) unter gewissen, zum Teil noch nicht näher bekannten Bedingungen zeigt der Muskel sogenannte „fibrilläre Zuckungen", d. h. kurze Contractionen zucken wechselweise durch die verschiedenen Bündel des Muskels hindurch. Derartige Zuckungen treten in den Zungenmuskeln des Hundes nach Durchschneidung des N. hypoglossus (*Schiff*[179]), in den Gesichtsmuskeln nach Durchschneidung des N. facialis auf.

Idiomuskuläre Contraction.

Fibrilläre Zuckungen.

Nach *Bleuler* u. *Lehmann*[180] hat die Durchschneidung des Hypoglossus beim Kaninchen nach Verlauf von 60—80 Stunden fibrilläre Zuckungen zur Folge, die monatelang anhalten, selbst wenn der schon verheilte Nerv, oberhalb der Verwachsung gereizt, wieder Bewegungen in der Zungenhälfte erzeugt. Reizung des Lingualis verstärkt die fibrillären Zuckungen. Dieser Nerv enthält Vasodilatatoren aus der Chorda tympani. *Schiff*[179] glaubt, daß in der Vermehrung des Blutstroms zur Zunge die Ursache der Zuckungen liegt. So sah auch *Siegm. Mayer*[181] bei Kaninchen, denen er die Carotiden und Subclavien zugedrückt hatte, nach Freigebung des Blutlaufes die Muskeln des Gesichtes zucken. Durchschneidung des motorischen Nerven im Gesicht hebt die Erscheinung nicht auf, wohl aber nochmalige Kompression der Arterien.

Mikroskopische Beobachtung der Contraction.

II. Mikroskopische Erscheinungen. — Die mikroskopische Beobachtung der Contraction der Muskelfasern ist mit besonders großen Schwierigkeiten verknüpft und hat daher noch zu keiner übereinstimmenden Auffassung der Vorgänge geführt. Während der Contraction nimmt natürlich die Höhe der einzelnen Muskelelemente ab, die Breite zu. Über das Verhalten der Bestandteile eines jeden Muskelelementes (einfach und doppelt brechende Substanz) während der Contraction widersprechen sich dagegen die Angaben der verschiedenen Beobachter völlig.

Nach *Engelmann*[182] wird während der Contraction die einfachbrechende Schicht im ganzen stärker lichtbrechend, die doppelbrechende schwächer. Infolge hiervon kann die Faser bei einem gewissen Grade der Verkürzung bei Betrachtung im gewöhnlichen Lichte homogen, nur wenig deutlich quergestreift erscheinen: „homogenes oder Übergangsstadium". Bei noch weitergehender Verkürzung treten dann wieder sehr deutliche dunkle Querstreifen auf, welche den einfachbrechenden (im Ruhestadium hellen) Lagen entsprechen; dagegen erscheinen die doppelbrechenden, früher dunklen Schichten nunmehr hell. Bei Betrachtung im polarisierten Lichte sind auf jeder Stufe der Verkürzung, also auch im Übergangsstadium, die einfach- und doppelbrechenden Schichten mittelst des Polarisationsapparates als scharf begrenzte, regelmäßig alternierende Lagen nachweisbar: sie vertauschen bei der Contraction ihren Platz im Muskelfache nicht. Die Höhe beider Schichten nimmt während der Zusammenziehung ab, und zwar die der einfachbrechenden sehr viel schneller als die der doppelbrechenden. Das Gesamtvolumen eines jeden Elementes ändert sich während der Contraction nicht nachweisbar. Es nehmen also die doppelbrechenden Schichten auf Kosten der einfachbrechenden an Volumen zu. Hieraus folgt, daß bei der Contraction Flüssigkeit aus der einfach- in die doppelbrechende Schicht übertritt: erstere schrumpft, letztere quillt. — Im Gegensatz dazu findet *Hürthle*[8], daß gerade die doppelbrechenden Schichten bei der Contraction stark abnehmen; die einfachbrechenden nehmen nicht ab, sondern gewinnen noch etwas an Höhe. Nach *Hürthle* ist der Sitz der Verkürzung ausschließlich die doppelbrechende Schicht.

Spektrum des Muskels.

Ein dünner ausgebreiteter Muskel, z. B. der Sartorius vom Frosche, gibt (wie ein *Norbert*sches Glasgitter), wenn man durch einen engen Spalt, der dicht vor den Fasern rechtwinklig zum Faserverlauf gehalten wird, Licht einfallen läßt, ein doppeltes Spektrum. Contrahiert sich der Muskel, etwa durch mechanische Reizung, so verbreitet

sich das Spektrum: ein Beweis, daß die Zwischenräume der Querstreifen enger werden. Zugleich wird die Durchsichtigkeit des Muskels größer als in der Ruhe (*Ranvier*[183], *Zoth*[184], *Bernstein*[185]).

Literatur (§ 210—217).

1. *Rollett:* Denkschr. d. mathem.-naturw. Klasse d. Wien. Akad. **49** u. **51**, 1885. **58**, 1891. A. m. A. **32**, 1888, 250. — 2. *Felix:* Festschr. f. v. Kölliker. Leipzig 1887, pag. 281. — 3. *Hensen:* Arbeit. aus d. Kieler physiol. Institut. 1868, 1, 172. — 4. *Krause:* Z. r. M. (3) **33**, 1868, 265. **34**, 1869, 110. Z. B. **5**, 1869, 411. **6**, 1870, 453. **7**, 1871, 104. P. A. **7**, 1873, 508. — 5. *M. Heidenhain:* Erg. d. Anat. u. Entwickl. **8**, 1898. **10**, 1900. Plasma und Zelle, 2. Lieferung: Die kontraktile Substanz usw. Jena 1911 (19. Lieferung des Handbuches der Anatomie von *v. Bardeleben*). — 6. *Engelmann:* P. A. **7**, 1873, 33. — 7. *Arnold:* Sitz.-Ber. d. Heidelberg. Akad. d. Wiss. Mathem.-naturw. Kl. 1899. A. m. A. **73**, 1909. — 8. *Hürthle:* P. A. **126**, 1909, 1. — 9. *Tergast:* A. m. A. **9**, 1873, 40. — 10. *Sandmann:* A. P. 1885, 240. — 11. *Kühne:* Über die peripheren Endorgane d. motorischen Nerven, Leipzig 1862. Z. B. **19**, 1883, 501. **23**, 1887, 1. — 12. *Bremer:* A. m. A. **21**. — 13. *Grabower:* A. m. A. **60**, 1902, 1. — 14. *Asp:* L. B. 1867, 183. — 15. *Tengwall:* S. A. **6**, 1895, 225. — 16. *Sherrington:* J. o. P. **17**, 1894, 211. — 17. *Grützner:* Breslauer ärztl. Zeitschr. 1883, Nr. 18, 1887, Nr. 1. *Bonhöffer:* P. A. **47**, 1890, 125. — 18. *Schaffer:* S. W. A. **102**, 1893, 7. — 19. *Morpurgo:* V. A. **150**, 1897, 522. — 20. *P. Schultz:* A. P. 1895, 517. — 21. *Engelmann:* P. A. **25**, 1881, 538. — 22. *Kultschitzky:* Biol. Centralbl. **3**, 1887, 572. **7**, 1888. — 23. *Barfurth:* A. m. A. **38**, 1891. — 24. *Boheman:* An. An. **10**, 1894, Nr. 10. — 25. *Löwit:* S. W. A. 1875. — 26. *Gscheidlen:* A. m. A. **14**, 1877. — 27. *F. B. Hofmann:* A. m. A. **70**, 1907, 361. — 28. *Frankenhäuser:* Die Nerven d. Gebärmutter u. ihre Endigungen in den glatten Muskelfasern 1867. — 29. *Lustig:* S. W. A. 1881. — 30. *J. Arnold:* Gewebe d. organ. Muskeln. Stickers Handbuch d. Gewebelehre. Leipzig 1871. **1**. — 31. *Verworn:* Allgemeine Physiologie. 5. Aufl. Jena 1909, pag. 129. — 32. *Jensen:* P. A. **80**, 1900, 176. **83**, 1901, 172. — 33. *Engelmann:* P. A. **25**, 1881, 542. — 34. *Pflüger:* P. A. **10**, 1875, 251, 641. — 35. *Schenck:* P. A. **66**, 1897, 241. **81**, 1900, 584. — 36. *Overton:* P. A. **92**, 1902, 115, 346. **105**, 1904, 176. — 37. *Freund:* H. B. **4**, 1904, 438. — 38. *Brücke:* Denkschr. d. Wien. Akad. **15**, 1858. — 39. *Engelmann:* P. A. **11**, 1875, 432. A. P. 1907, 25. — 40. *v. Ebner:* Untersuch. über d. Anisotropie organ. Substanzen. Leipzig 1882. — 41. *Dontas:* A. P. 1903, 419. — 42. *Schenck:* Beitr. z. Physiol. Festschr. f. Fick. Braunschweig 1899, 1. P. A. **79**, 1900, 342. **81**, 1900, 595. C. P. **14**, 1900, 413. — 43. *Blix:* S. A. **3**. 1891, 295. **4**, 1893, 399; vgl. *Fick:* P. A. **51**, 1892, 541. — 44. *Kaiser:* Z. B. **38**, 1899, 1. C. P. **14**, 1900, 1, 363, 460. — 45. *v. Anrep:* P. A. **21**, 1880, 226. — 46. *Triepel:* Einführ. in d. physikal. Anatomie. Wiesbaden 1902, 92. — 47. *P. Schultz:* A. P. 1903, 11. — 48. *Mosso:* A. i. B. **25**, 1896, 349. — 49. *Benedicenti:* A. i. B. **25**, 1896, 385. **28**, 1897, 127. — 50. *W. Kühne:* A. P. 1859, 748. Monatsber. d. Berl. Akad. 1859, 493. Untersuch. über d. Protoplasma und die Kontraktilität. Leipzig 1864. — 51. *v. Fürth:* A. P. P. **36**, 1895, 231. **37**, 1896, 389. Z. ph. Ch. **31**, 1900, 338. Zusammenfassende Darstellung: E. P. **1**, 1, 1902, 110. — 52. *Halliburton:* J. o. P. **8**, 1887, 133. — 53. *Przibam:* H. B. **2**, 1902, 143. — 54. *Kurajew:* M. J. **25**, 1895, 335. — 55. *Iljin:* M. J. **30**, 1900, 471. — 56. *Pekelharing:* Z. ph. Ch. **22**, 1896, 245. — 57. *Botazzi* u. *Ducceschi:* A. i. B. **28**, 1898, 395. **29**, 1899, 126. — 58. *Mac Munn:* J. o. P. **5**, 1884, XXIV. **8**, 1887, 51. Z. ph. Ch. **13**, 1889, 497. — 59. *Mörner:* M. J. **27**, 1897, 456. — 60. *Levy:* Z. ph. Ch. **13**, 1889, 309. — 61. *Hoppe-Seyler:* Z. ph. Ch. **14**, 1890, 106. — 62. *Hedin* u. *Rowland:* Z. ph. Ch. **32**, 1901, 531. — 63. *Osborne* u. *Zobel:* J. o. P. **29**, 1903, 1. — 64. *Velichi:* C. P. **12**, 1898, 351. — 65. *Erlandsen:* Z. ph. Ch. **51**, 1907, 71. — 66. *Schöndorff:* P. A. **99**, 1903, 191. — 67. *Panormoff:* Z. ph. Ch. **17**, 1893, 596. — 68. *Pavy* u. *Siau:* J. o. P. **26**, 1900. 282. — 69. *Micko:* Zeitschr. f. Unters. d. Nahrungs- u. Genußmittel 1903. 781. — 70. *Weidel:* A. Ch. Ph. **158**, 1871, 353. — 71. *Haiser* u. *Wenzel:* Monatsh. f. Chemie **29**, 1909, 157. **30**, 1909, 147 u. 377. — 72. *Scaffidi:* B. Z. **33**, 1911, 247. — 73. *Gulewitsch* u. *Amiradzibi:* Z. ph. Ch. **30**, 1900. 565. — 74. *Gulewitsch:* Z. ph. Ch. **50**, 1906, 535. — 75. *Neuberg* u. *Brahm:* B. Z. **5**, 1907, 438. — 76. *Bauer:* H. B. **10**, 1907, 345. — 77. *Siegfried:* Z. ph. Ch. **21**, 1896, 360. **28**, 1899, 524. — 78. *Gulewitsch* u. *Krimberg:* Z. ph. Ch. **45**, 1905, 326. **48**, 1906, 412. **49**, 1906, 89. **50**. 1907, 361. **53**, 1907, 514. **55**, 1908, 466. **56**, 1908, 417. — 79. *Kutscher:* Zeitschr. f. Unters. d. Nahrungs- u. Genußmittel. **10**, 1905, 528. C. P. **19**, 1906, 504. Z. ph. Ch. **48**, 1906, 331. **49**, 1906, 47 u. 484. **50**, 1906, 250. — 80. *Stintzing:* P. A. **18**, 1878, 388. **20**, 1879, 189. **23**, 1880, 151. — 81. *Hermann:* Unters. über d. Stoffwechsel d. Muskeln. Berlin 1867. — 82. *Sarl:* H. B. **9**, 1906, 1. — 83. *Fick* u. *Dybkowsky:* Vierteljahrsschr. d. naturf. Gesellsch. zu Zürich 1867. — 84. *Werther:* P. A. **46**, 1890, 63. — 85. *Du Bois-Reymond:* Gesammelte Abhandl. z.

allg. Muskel- u. Nervenphysik, Leipzig 1877. **2**, 3. — 86. *Kisch:* H. B. 8, 1906, 210. — 87. *Böhm:* P. A. **23**, 1880, 44. — 88. *v. Fürth:* Z. ph. Ch. **31**, 1900, 338. H. B. **3**, 1903, 543. Zusammenfassende Darstellung: E. P. **2**, 1, 1903, 575. — 89. *Mangold:* P. A. **96**, 1903, 498. — 90. *Langendorff:* P. A. **55**, 1893, 481. — 91. *Meirowsky:* P. A. **78**. 1899, 64. — 92. *Bierfreund:* P. A. **43**, 1888, 195. — 93. *Lange:* Centralbl. f. Gynäkol. 1894, Nr. 48. — 94. *Seitz:* Volkmanns Samml. klin. Vorträge N. F. 343. — 95. *Schmulewitsch:* Hofmann-Schwalbes Jahresber. **2**, 1876, 21. — 96. *Brown-Séquard:* J. d. P. 1858, 360. — 97. *Heubel:* P. A. **45**, 1889, 461. — 98. *Ludwig* u. *Schmidt:* L. B. 1868, 12. — 99. *Fletcher:* J. o. P. **23**, 1898, 10. **28**, 1902, 354 u. 474. — 100. *Winterstein:* P. A. **120**, 1908, 225. — 101. *Schipiloff:* C. m. W. 1882. — 102. *v. Eiselsberg:* P. A. **24**, 1881, 229. — 103. *v. Gendre:* P. A. **35**, 1885, 45. — 104. *Nagel:* P. A. 58, 1894, 279. — 105. *Ewald* u. *Willgerodt:* P. A. **63**, 1896, 521. — 106. *Karpa:* P. A. **112**, 1906, 199. — 107. *Pickford:* Z. r. M. (2) **1**, 1851, 110, 335. — 108. *v. Frey:* W. V. 1905, 5. — 109. *Inagaki:* Z. B. **48**, 1906, 313. — 110. *v. Fürth:* A. P. P. **37**, 1896, 389. H. B. **3**, 1903, 543. — 111. *v. Fürth* u. *Lenk:* B. Z. **33**, 1911, 341. W. k. W. **24**, 1911, 1079. — 112. Zusammenfassende Darstellung: *v. Fürth:* E. P. **2**, 1, 1903, 575. *Bareroft:* E. P. **7**, 1908, 702. — 113. *G. v. Liebig:* A. A. P. 1850, 393. — 114. *Heilemann:* A. A. 1902, 45. — 115. *Ludwig* u. *Szeelkow:* S. W. A. **45**, 1862, 171. Z. r. M. **17**, 1862, 106. — 116. *Chauveau* u. *Kaufmann:* C. r. **103**, 1886, 974, 1057, 1153. **104**, 1887, 1126, 1352, 1409, 1763. **105**, 1887, 296. — 117. *P. Schultz:* A. P. 1897, 335. — 118. *Moleschott* u. *Battistini:* M. U. **13**, 1885, 275. A. i. B. 8, 1887, 90. — 119. *Marcuse:* P. A. **39**, 1886, 425. — 120. *Warren:* P. A. **24**, 1881, 391. — 121. *Astacheursky:* Z. ph. Ch. **4**, 1880, 397. — 122. *Hefftter:* A. P. P. **31**, 1893, 225. — 123. *Spiro:* Z. ph. Ch. **1**, 1877, 111. — 124. *Fletcher* u. *Hopkins:* J. o. P. **35**, 1907, 247. — 125. *Weyl* u. *Zeitler:* Z. ph. Ch. **6**, 1882, 557. — 126. *Macleod:* Z. ph. Ch. 28, 1899, 535. — 127. *Matteucci:* C. r. **1**, 1856. — 128. *Valentin:* A. p. H. N. F. **1**, 1857, 285. — 129. *v. Frey:* A. P. 1885, 533. — 130. *Grützner:* P. A. **7**, 1873, 254. — 131. *Gscheidlen:* P. A. 8, 1874, 506. — 132. *Weiss:* S. W. A. **64**, 1. Abt., 1871. — 133. *Ranke:* Tetanus. Leipzig 1865, pag. 168. — 134. *Cavazzani:* C. P. 8, 1895, 689. — 135. *Luchsinger:* P. A. **18**, 1878, 472. — 136. *Jensen:* Z. ph. Ch. **35**, 1902, 514, 525. — 137. *v. Helmholtz:* A. A. P. 1845, 72. — 138. *Monari:* Atti R. Acad. d. Scienze di Torino. **22**, 1887, 846. — 139. *Ranke:* s. oben unter 133, pag. 63. — 140. *Fick* u. *Wislicenus:* Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich. **10**, 1865, 317. — 141. *v. Voit:* Hermanns Handbuch d. Physiol. Leipzig, 1887. **6**, 187. — 142. *Pflüger:* P. A. **50**, 1891, 98 u. 330. **96**, 1903, 331. — 143. *Zuntz:* Die Kraftleistungen des Tierkörpers. Berlin 1908. Handbuch der Biochemie von Oppenheimer. Jena 1911. **IV**, 1, 837. — 144. *Kühne:* A. A. P. 1859, 564. — 145. *Brown-Séquard:* C. r. soc. biol. 1849, 195. G. m. 1857, Nr. 42. J. d. P. **2**, 1859, 75. — 146. *Bidder:* A. A. P. 1865, 67. — 147. *Schenck:* P. A. **79**, 1900, 336. — 148. *Rossbach* u. *Harteneck:* P. A. **15**, 1877, 1. — 149. *Grünhagen:* Funkes Lehrbuch d. Physiologie **1**, 1876, 679. — 150. *Biedermann:* S. W. A. **97**, 1888, 3. Abt., 145. — 151. *Locke:* C. P. 8, 1894, 166. **15**, 1901, 537. **17**, 1903, 486 u. 719. — 152. *Cushing:* A. J. P. **6**, 1901, 77. — 153. *v. Wittich:* V. A. **13**, 1858, 421. — 154. *Kühne:* A. A. P. 1859, 213, 314. 1860, 315. — 155. *Eckhard:* Z. r. M. (2) **1**, 1851, 303. — 156. *Hürthle:* P. A. **100**, 1903, 451. — 157. *Zoethout:* A. J. P. **7**, 1902, 199. — 158. *Kühne* u. *Jani:* Unters. aus d. physiol. Instit. z. Heidelberg **4**, 1882, 266. — 159. *Grützner:* D. m. W. 1893, Nr. 52. *Blumenthal:* P. A. **62**, 1896, 513. — 160. *Hering:* S. W. A. **79**, 1879, 3. Abt. **83**, 1879, 3. Abt. — 161. *Biedermann:* S. W. A. **82**, 1880, 3. Abt. **97**, 1888, 3. Abt. — 162. *Samojloff:* A. P. 1907, 145. — 163. *Goteh* u. *Macdonald:* J. o. P. **20**, 1896, 247. — 164. *P. Schultz:* A. P. 1897, 1. — 165. *Cl. Bernard:* Leçons sur la physiologie et pathologie du système nerveux. **2**, 1858, 12. — 166. *Milrad:* A. P. P. **20**, 1886, 217. — 167. *Kölliker:* V. A. **10**, 1856. — 168. *Cl. Bernard:* Leçons sur les effets des substances toxiques. Paris 1857, pag. 237. — 169. *Kühne:* A. A. P. 1860, 447. — 170. *Bidder:* A. A. P. 1868. — 171. *Hermann:* A. A. P. 1867. — 172. *Pál:* C. P. **14**, 1900, 255. — 173. *Rothberger:* P. A. **87**, 1901, 117. — 174. *P. Schultz:* A. P. 1903, 63. — 175. *Ewald:* P. A. **41**, 1887, 215. — 176. *Rösner:* P. A. **81**, 1900, 105. — 177. *Auerbach:* Jahresber. d. schles. Gesellsch. 1859, 1860, 1861 (naturw. med. Abt.) Z. r. M. (3) **14**, 1862, 215. — 178. *Curschmann:* Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilkunde **28**, 1905, 5. u. 6. Heft. — 179. *Schiff:* Lehrb. d. Muskel- u. Nervenphysiol. Lahr 1858, pag. 177. M. U. **10**, 1865, 82. — 180. *Bleuler* u. *Lehmann:* P. A. **20**, 1879, 354. — 181. *S. Mayer:* C. m. W. 1878, Nr. 32, 33. Prag. med. Wochenschr. 1881, 27. — 182. *Engelmann:* P. A. **7**, 1873, 155. **18**, 1878, 1. **23**, 1880, 585. — 183. *Ranvier:* A. d. P. 1874, 774. C. r. 1874. — 184. *Zoth:* S. W. A. **99**, 1890, 421. — 185. *Bernstein:* P. A. **61**, 1895, 285.

218. Registrierung der Muskelcontraction.

Myographie. — Isotonie. — Einfache Zuckung.

Bei der Muskelcontraction kann sich — je nach den äußeren Bedingungen, unter denen sich der Muskel befindet — die Länge des Muskels ändern oder seine Spannung oder beides. Als die beiden einfachsten Fälle unterscheidet man:

Isotonische Muskeltätigkeit, Isotonie oder Längenzuckung: Der Muskel ändert seine Länge, die Spannung bleibt gleich. *Isotonie.*

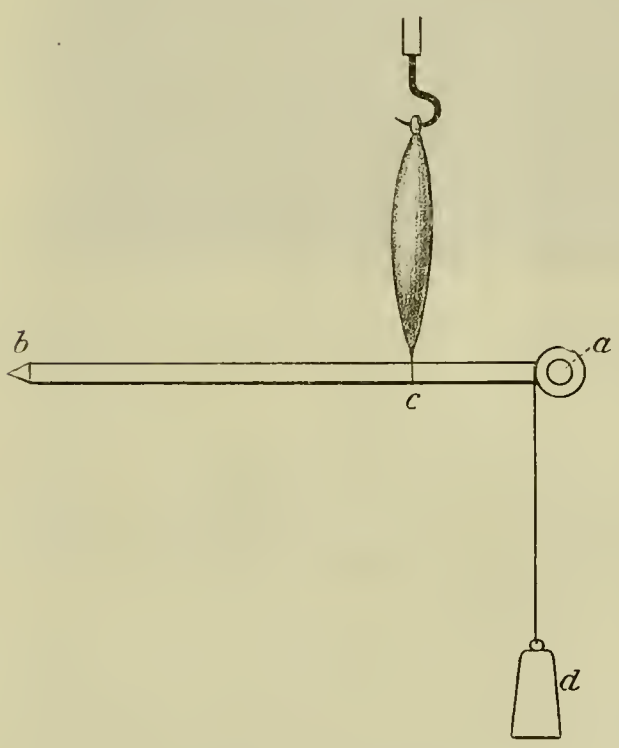
Isometrische Muskeltätigkeit, Isometrie oder Spannungszuckung: Der Muskel ändert seine Spannung, die Länge bleibt gleich. *Isometrie.*

I. Isotonische Muskeltätigkeit.

Methode. (Myographie.) — Um die Längenänderung des Muskels bei seiner Zuckung aufzuzeichnen, befestigt man das eine Ende des Muskels unbeweglich und verbindet das andere Ende mit einem um eine Achse drehbaren Schreibhebel; die Spitze des Schreibhebels schreibt dann die Zuckungskurve (Myogramm) auf eine bewegte berußte Schreibfläche auf (Fig. 140). Der Schreibhebel muß möglichst leicht sein. Ist dies nicht der Fall, so setzt die Masse des Schreibhebels infolge ihrer Trägheit der Bewegung einen gewissen Widerstand entgegen, der erst durch eine Spannungsänderung des Muskels überwunden werden muß; ist andrerseits die Masse des Schreibhebels einmal in Bewegung gesetzt, so bewegt sie sich auf Grund ihrer einmal erlangten Geschwindigkeit weiter: der Muskel wird entspannt, der Schreibhebel geschleudert. Bei einem schweren Schreibhebel ist daher die Isotonie (das Gleichbleiben der Spannung) gestört und die Kurve wird durch Schleuderung entstellt (vgl. pag. 136). Dieselben Fehler würden natürlich eintreten, wenn man die Belastung, die der Muskel bei einer Zuckung heben soll, an dem Schreibhebel direkt unter dem Angriffspunkt des Muskels anbringen würde. Das zur Belastung dienende Gewicht muß vielmehr ganz nahe an der Drehachse des Hebels angebracht werden *(Fick*[1]*)*; bei den Bewegungen des Schreibhebels erfährt das Gewicht dann nur eine ganz geringfügige Bewegung, so daß Schleuderung vermieden wird. Natürlich wirkt eine derartige in der Nähe der Achse angebrachte Last auf den Angriffspunkt des Muskels nur mit einem Bruchteil ihres Gewichtes (nach den Hebelgesetzen zu berechnen); die Last muß also entsprechend größer gewählt werden. — *Grützner*[2] läßt die Belastung des Schreibhebels durch eine Feder bewirken, die so angebracht ist, daß sie während der zunehmenden Verkürzung mit immer gleich bleibendem Zuge am Schreibhebel angreift.

Myographie. *Schreibhebel.* *Belastung.*

Fig. 140.



Isotonischer Schreibhebel.

Die zur Aufnahme des Myogramms bestimmte Fläche muß sich schnell bewegen, weil der Bewegungsvorgang schnell verläuft. *Helmholtz*[3] benutzte in seinem Myographion einen Schreibcylinder, der durch ein Gewichtsuhrwerk mit Schwungscheibe in schnelle Rotation versetzt werden konnte: *Du Bois-Reymond*[4] konstruierte ein Federmyographion, bei dem die Schreibfläche durch die Kraft einer gespannten Feder in Bewegung gesetzt wird: *Fick*[1] ließ eine leicht rotierende Trommel durch ein fallendes Gewicht in schnelle Bewegung setzen. Will man nur die Höhe der Zuckung aufzeichnen, so zeichnet man auf stillstehender Fläche, die man nach jeder Bewegung um etwas verschiebt (*Pflügers*[5] Myographion). *Schreibfläche.*

Als Reiz zur Auslösung der Muskelcontraction benutzt man den Öffnungsschlag eines Induktionsapparates (vgl. § 250): die Öffnung des primären Kreises bewirkt die Schreibfläche des Myographions selbst, indem sie bei ihrer Bewegung durch einen an ihr *Reiz.*

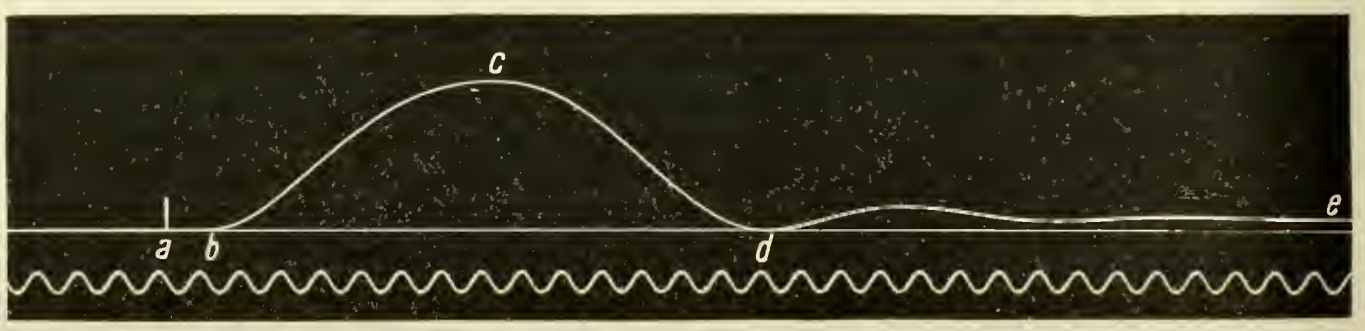
befindlichen Vorsprung einen Kontakt, der in den primären Kreis eingeschaltet ist, umwirft. Bewegt man (vor oder nach Aufzeichnung der Zuckungskurve) die Schreibfläche mit der Hand so weit, bis der Vorsprung wieder an den Kontakt stößt, und hebt bei dieser Stellung den Schreibhebel etwas in die Höhe, so bezeichnet der hierdurch auf die Schreibfläche verzeichnete Strich den Zeitpunkt, in dem der Reiz den Muskel traf: Moment des Reizes (Fig. 141, *a*). — Unter dem Myogramm wird durch eine schwingende Stimmgabel eine Zeitkurve aufgeschrieben.

Zeitschreibung.

Die einfache Zuckung.

Trifft den Muskel ein einmaliger Reiz von momentaner Dauer, z. B. ein Induktionsstromstoß, so vollführt er eine „einfache Zuckung“: d. h. er verkürzt sich und kehrt schnell in den erschlafften Zustand wieder zurück. Hierbei bleibt die Spannung des Muskels im Verlaufe der ganzen Zuckung gleich groß, nämlich so groß, wie sie am Anfang gewesen ist. Die Größe der Spannung hängt natürlich ab von der Belastung des Muskels. In verschiedenen Zuckungen des Muskels bei wechselnder Belastung ist natürlich auch die Spannung entsprechend verschieden; im Verlauf jeder einzelnen Zuckung aber bleibt sie gleich. Die Dauer der ganzen Zuckung beträgt beim Froschmuskel etwa 0,1 Se-

Fig. 141.



Die isotonische Zuckungskurve.
a Moment des Reizes, *a*—*b* Latenz. *b*—*c* Crescente, *c*—*d* Decrescente, *d*—*e* elastische Nachschwingungen. Die Stimmgabelkurve gibt die Zeit in $^1/_{100}$ Sekunden an.

Latente Reizung.

kunde. An der Kurve unterscheidet man (*v. Helmholtz*[3] 1850): — 1. Das „Stadium der latenten Reizung“ (Fig. 141 *a b*): der Muskel beginnt seine Zuckung nicht im Momente des Reizes selbst, sondern erst etwas später. Die Latenz dauert ungefähr 0,01 Sekunde.

Dauer der Latenzzeit.

Beim Menschen — variiert das Stadium der latenten Reizung zwischen 0,004 bis 0,01 Sekunde. Wird bei den Versuchen darauf geachtet, daß der Muskel sich sofort contrahieren kann, ohne daß zuvor noch Zeit zur Anspannung des schlaffen Muskels bis zum Eintritt der Zuckung verloren geht, so kann das Latenzstadium bis unter 0.004 Sekunde sinken (*Gad*[7]). — *Bernstein*[8] fand für den ausgeschnittenen Froschmuskel als kürzeste Frist 0,0048 Sekunde. Bleibt der Tiermuskel (möglichst von äußeren Schädlichkeiten ungetroffen) mit dem Körper vereint und vom Blute durchströmt, so kann die latente Reizung bis auf 0,0033 (*Place*[9]), ja selbst bis auf 0,0025 Sekunde (*Klünder*[6]) verkürzt werden.

Einflüsse auf die Dauer der Latenz.

Einflüsse auf die Dauer der Latenzzeit: — Zunehmende Stärke des Reizes (jedoch nur im Bereiche der untermaximalen Reize, vgl. pag. 491) und Erwärmung verkürzt, — Ermüdung, Abkühlung und zunehmende Belastung verlängern die Latenz (*Yeo*[10]); mit steigender Belastung nimmt jedoch die Latenz zunächst nur sehr langsam zu, erst bei bedeutenderer Vergrößerung des spannenden Gewichtes macht sich eine stetig raschere Zunahme der Latenz bemerkbar (*Tigerstedt*[11], *Durig*[12]). — Bevor der Muskel in seiner Gesamtheit zuckt, müssen in seinem Innern bereits einzelne Muskelelemente in Contraction geraten sein. Man nimmt daher an, daß die Latenz der einzelnen Muskelelemente kürzer als die des gesamten Muskels ist (*Gad*[7], *Tigerstedt*[11]). — Die Latenz ist bei direkter Muskelreizung kürzer als bei indirekter (vom Nerven aus), da die Übertragung des Reizes im motorischen Endorgan etwas Zeit erfordert: „Latenz der Nervenendorgane“ (*Bernstein*[13], *Boruttau*[14]).

2. Vom Beginn der Contraction bis zur Höhe der Verkürzung *(b c)* zieht sich der Muskel anfangs etwas langsamer, dann schneller und schließlich gegen das Ende der Verkürzung hin wieder langsamer zusammen, so daß also der aufsteigende Kurvenschenkel die Gestalt eines *f* erhält: „Stadium der steigenden Energie“, das etwa 0,05 bis 0,06 Sekunden währt; den während dieser Zeit verzeichneten aufsteigenden Kurvenschenkel bezeichnet man als „Crescente“, die zeitliche Dauer wird als „Gipfel- oder Kulmenzeit“ bezeichnet. — 3. Von dem Höhepunkte der Verkürzung an dehnt sich der Muskel wieder: anfangs langsamer, dann schneller und endlich wieder langsamer, so daß also eine umgekehrt-*f*-förmige Gestalt des absteigenden Kurvenschenkels daraus resultiert: „Stadium der sinkenden Energie“ *(c d)*, meist etwas kürzer als 2 verlaufend. Den absteigenden Kurvenschenkel bezeichnet man als „Decrescente“. Der absteigende Kurvenschenkel ist keine Fallkurve: er verläuft nicht etwa so, als wenn der Schreibhebel und das Gewicht infolge ihrer Schwere herabfielen, sondern dieselben werden von dem Muskel wenigstens während eines Teils dieser Periode getragen. Der Muskel entwickelt also auch noch während des Verlängerungsstadiums fortdauernd Kraft.

Steigende Energie.

Sinkende Energie.

4. Nachdem der absteigende Kurvenschenkel verzeichnet ist, erfolgen noch einige Nachschwankungen (von *d* bis *e*): „Stadium der elastischen Nachschwingungen“. Dieselben haben jedoch mit der Muskelzuckung selbst nichts zu tun, sondern sind durch Nachschwingungen des Apparates bedingt.

Elastische Nachschwingungen.

Der durch den Reiz verkürzte Muskel geht in den Zustand der ursprünglichen Länge nur dann völlig wieder zurück, wenn ein (durch angehängte Gewichte) hinreichend dehnender Zug auf ihn ausgeübt wird. Andernfalls bleibt derselbe längere Zeit etwas verkürzt: „Contractur“ (*Tiegel*[15]) oder „Verkürzungsrückstand“ (*Hermann*[16]). Diese Erscheinung ist namentlich deutlich ausgeprägt, auch bei vorhandenen dehnenden Gewichten, an Muskeln, die vorher stark direkt gereizt (besonders bei tetanischer Erregung) oder hochgradig ermüdet sind, sowie bei der Veratrinvergiftung.

Verkürzungsrückstand.

Einflüsse auf die Muskelzuckung: 1. Der Reiz. — Sehr schwache Reize (z. B. Induktionsschläge bei weiter Entfernung der sekundären Spirale von der primären) erregen den Muskel überhaupt nicht in sichtbarer Weise (unterschwellige Reize). Steigert man die Stärke des Reizes (indem man die sekundäre Spirale der primären allmählich mehr und mehr nähert), so findet man eine Reizstärke, welche gerade groß genug ist, um den Muskel zu einer minimalen Zuckung zu erregen: Schwellenwert des Reizes, Reizschwelle, Minimalreiz. Läßt man nun die Intensität des Reizes weiter wachsen, so nimmt die Höhe der Zuckung zu, zuerst schnell, dann immer langsamer (untermaximale Reize), bis zu einem Maximum (Maximalreiz, maximale Zuckung); bei noch weiterer Erhöhung der Reizstärke nimmt die Zuckungshöhe dann nicht weiter zu. — Die Maximalzuckung auf einen Einzelreiz hin stellt aber keineswegs das Maximum der überhaupt möglichen Contraction vor: bei tetanischer Reizung kann die Höhe der Zuckung noch weiter gesteigert werden (pag. 496).

Einflüsse auf die Muskelzuckung.

Der Reiz.

Über die Erscheinung der „Lücke“ und der „übermaximalen Zuckungen“ vgl. § 256.

Der Herzmuskel verhält sich in dieser Beziehung durchaus anders: der Minimalreiz hat bei ihm bereits maximale Wirkung (vgl. pag. 113).

Nach jedem Reiz ist die Erregbarkeit des Muskels etwas erhöht. Läßt man daher mehrere Reize von gleicher Stärke aufeinander folgen, so nimmt die Höhe der Zuckungen anfangs zu: „Treppe“ (vgl. pag. 509). Ebenso ist es zu erklären, daß an sich unwirksame Reize durch Wiederholung wirksam werden können.

Treppe.

Der zeitliche Verlauf der Zuckung zeigt bei Veränderung der Reizstärke im allgemeinen nur unbedeutende Schwankungen (*Santesson*[17]).

Die Belastung.

2. Die Belastung. — Belastet man den Muskel mit Gewichten (die zur Verhütung der Schleuderung möglichst nahe an der Drehungsachse des Hebels angebracht sein müssen, vgl. pag. 489), so wird dadurch der Muskel über seine natürliche Länge gedehnt, seine Spannung vergrößert. Während der Contraction bleibt die Spannung (bei zweckmäßiger Versuchsanordnung, s. oben) gleich: die Zuckung ist also auch in diesem Falle eine isotonische, aber bei höherer Spannung. Die Hubhöhe nimmt mit zunehmender Belastung im allgemeinen ab, aber keineswegs proportional der Belastung, so daß die entsprechenden Arbeitswerte zunächst sogar noch zunehmen (vgl. das Beispiel pag. 503). Bei geringer Belastung kann jedoch die Hubhöhe zunächst sogar größer sein als beim unbelasteten Muskel (*Fick*[19], *Heidenhain*[20], *v. Frey*[21], *Santesson*[17]).

Der zeitliche Verlauf der Zuckung wechselt bei verschiedener Belastung verhältnismäßig unbedeutend; die Kulmenzeit nimmt mit steigender Belastung deutlich, obgleich nicht in wesentlichem Grade zu (*Santesson*[17]).

Über „Überlastung“ vgl. pag. 500.

Die Temperatur.

3. Die Temperatur. — Die Dauer der Zuckung (ebenso die Dauer der Latenz) nimmt mit sinkender Temperatur zu, besonders wird das Stadium der steigenden Energie verlängert. Die Höhe der Zuckung wird ebenfalls von der Temperatur beeinflußt, die Angaben der Autoren darüber lauten aber widersprechend (*Gad* u. *Heymans*[22], *Clopatt*[23]). Das Resultat scheint vielfach von Nebenbedingungen beeinflußt zu werden (ausgeschnittene oder durchblutete Muskeln, Art der Reizung, Belastung usw.).

Die Ermüdung.

4. Die Ermüdung. — Ist der Muskel durch wiederholte Reizungen „ermüdet“, so wird das Stadium der latenten Reizung größer, die Dauer der ganzen Zuckung nimmt zu, die Hubhöhe ab. (Näheres s. § 225.)

Eigenartige Zuckung verschiedener Muskeln.

5. Eigenartigkeit der Muskelzuckung verschiedener Muskeln. — Sowohl die Muskeln verschiedener Tiere, als auch verschiedene Muskeln desselben Tieres können wesentliche Unterschiede bei der Zuckung zeigen.

Langsam contrahieren sich die Muskeln der Schildkröten (Zuckungsdauer = 1 Sekunde und mehr), die Muskeln der Fledermaus (*Rollett*[24]), das Herz (§ 42); noch viel langsamer die glatten Muskeln (vgl. pag. 493). Die Muskeln fliegender Insekten contrahieren sich äußerst schnell: 350mal (Fliege), 400mal (Biene) in einer Sekunde. Doch gibt es auch bei den Insekten langsam zuckende Muskeln, z. B. beim Wasserkäfer Hydrophilus und dem Maikäfer Melolontha (*Rollett*[24]).

Die Flexoren der Extremitäten des Frosches sind leichter erregbar und ziehen sich schneller zusammen als die Extensoren (*Grützner*[25]) (§ 245. 6), der Gastrocnemius des Frosches contrahiert sich viel schneller (Zuckungsdauer 0,12 Sekunden) als der Hyoglossus (0,2—0,3 Sekunden), der Omohyoideus der Schildkröte (0,55 Sekunden) schneller als der Pectoralis (1,8 Sekunden).

Weiße und rote Muskeln.

Die weißen Muskelfasern[26] — (pag. 467) haben kürzere Latenz und kürzere Contractionsdauer, sie sind also flinker arbeitend als die roten,

die Contractionswelle pflanzt sich in ihnen schneller fort als in den roten; sie ermüden leichter. Indirekt (vom Nerven aus) gereizt, sind die weißen Muskeln durch elektrische, mechanische und chemische Reize leichter erregbar als die roten; bei direkter Reizung zeigt sich für elektrische Reize kein nennenswerter Unterschied, für tetanisierende und ganz besonders für mechanische Reize sind die roten leichter erregbar als die weißen (*Grützner* u. *Rösner*[27]). Die roten vollführen die gedehnten andauernden Bewegungen, also den mäßigen physiologischen Tetanus, sie vermitteln das Anpassen der Muskelkraft an die zu überwindenden Widerstände; rote oder sarkoplasmareiche Fasern finden sich ferner besonders in den anhaltend tätigen Muskeln (Atem-, Kau-, Augen-, Herzmuskeln). Die weißen erzeugen die flinken Einzelbewegungen. Muskeln, welche vorwiegend weiße Fasern enthalten, haben eine größere Hubhöhe und eine beträchtlichere absolute Kraft in der Einzelzuckung, — jedoch bei tetanischer Contraction stehen sie hierin den roten nach (*Grützner*[25], *Paucul*[27a]). Die Zuckungskurven eines aus weißen und roten Fasern gemischten Muskels können im aufsteigenden Schenkel zwei Erhebungen zeigen: die erste von den flinken weißen, die zweite von den langsameren roten Fasern herrührend (*Grützner*[25]); auch die Zuckungskurve (Dickenkurve) des menschlichen Wadenmuskels ist deutlich zweigipflig (*Grützner* u. *Rösner*[27]).

Schnellste zuckende Bewegung beim Menschen.

Willkürlich ausgeführte, möglichst kurze, zuckende Bewegungen beim Menschen sind niemals einer „einfachen Zuckung", wie sie experimentell durch einen einmaligen Reiz ausgelöst wird, analog, sondern stellen immer kurze Tetani dar (vgl. pag. 498).

Die Muskeln Neugeborener.

Die Zuckungskurve der Muskeln Neugeborener zeigt flache Gipfel und erhebliche Streckung, zumal im absteigenden Schenkel (*Soltmann*[29], *Westphal*[30]).

Die glatten Muskeln.[31]

Die glatten Muskeln.

Methode.

P. Schultz[32] benutzte zu seinen Untersuchungen über die Zuckung der glatten Muskeln ein ringförmig herausgeschnittenes Stück des Froschmagens, welches an einer Stelle quer durchtrennt und von der darauf liegenden Schleimhaut befreit wird: in diesem Präparat verlaufen die Muskelfasern einander völlig oder doch nahezu parallel. (Die Längsmuskularis fehlt im größten Teil des Froschmagens.) — Am Warmblüter haben *Lewandowsky*[33] den glatten Muskel der Membrana nictitans der Katze, *Sertoli*[34] den Retractor penis vom Hund, Esel, Pferd, *Stewart*[35] die Katzenblase untersucht.

Die glatten Muskeln zeigen eine große Neigung zur Ausführung spontaner rhythmischer Contractionen, die unter günstigen Bedingungen sogar tagelang andauern können (*Sertoli*[34], *P. Schultz*[32], *Woodworth*[36] u. a.) und die Untersuchung stören. Dieselben verschwinden, wenn das Präparat mit einer 1%igen Lösung von Atropin. sulfur. in physiologischer Na Cl-Lösung betupft wird. Nach *P. Schultz* werden durch das Atropin die nervösen Elemente in dem Präparate, auf welche die rhythmischen Contractionen ebenso wie der dauernde Tonus zurückzuführen sind, gelähmt (bestritten von *Mislawsky*[36a]), die Muskelzellen dagegen bleiben ungeschädigt.

Als Reiz benutzt man entweder einen kurze Zeit andauernden (1 Sekunde) konstanten Strom oder einen Induktionsstrom. Die glatten Muskeln erfordern jedoch eine viel größere Intensität der Induktionsströme zu ihrer Erregung als die quergestreiften Muskeln. Dabei reagieren sie außerordentlich empfindlich auf Unterschiede im zeitlichen Ablauf der Induktionsströme (*P. Schultz*[32]), so sind z. B. Schließungs-Induktionsströme beträchtlich weniger wirksam als Öffnungs-Induktionsströme (vgl. § 250).

Zuckungskurve der glatten Muskeln.

Die Contraction der glatten Muskeln ist charakterisiert durch ihren langsamen Ablauf und durch die Dehnung des absteigenden Schenkels der Contractionskurve. Die ganze Contraction dauert etwa 80—100 Sekunden, davon entfallen nur etwa 15—20 Sekunden auf den

aufsteigenden Schenkel: die Decrescente (vgl. pag. 491) zeigt also etwa die fünffache Dauer der Crescente. Das Latenzstadium dauert 0,75 bis 1 Sekunde, also ebenfalls außerordentlich viel länger als beim quergestreiften Muskel (*P. Schultz*[32]).

Mit steigender Reizintensität steigt die Größe der Contraction erst schnell, dann langsamer; es kommt aber nicht wie bei den quergestreiften Muskeln zu einer maximalen Zuckung, die bei weiterer Zunahme des Reizes gleich bleibt. — Auch die Erscheinung der Treppe wird bei den glatten Muskeln beobachtet. — Mit zunehmender Belastung nimmt die Höhe und die Dauer der Contraction ab; die Decrescente bleibt aber immer länger als die Crescente; die Latenzdauer wird bei größeren Belastungen verlängert. — Fortschreitende Erwärmung ergibt Steigerung der Hubhöhe, Verkürzung der Contractionsdauer und Verkürzung der Latenzzeit, das Maximum dieser Veränderungen liegt bei 39°. Bei 50° erlischt die Reizbarkeit völlig (*P. Schultz*[32]).

Wirkung einiger Gifte.

6. **Giftwirkung.** — Ganz kleine Curaregaben, ebenso Chinin und Cocain erhöhen die Zuckungen (bei Reizung vom Nerven aus), weitere Dosen wirken erniedrigend bis völlig lähmend. Der curaresierte Muskel ist bei direkter Reizung sowohl für mechanische (*Kühne*[37]) als auch chemische Reize (*Zenneck*[38]) erregbarer als der nicht curaresierte. — Passende, kleine Veratrindosen erhöhen die Zuckungen, dabei ist das Stadium der Wiederausdehnung auffallend verlängert. In größeren Dosen wirkt Veratrin so verändernd auf die Muskelsubstanz ein, daß die Zuckungen sehr gedehnt, einer anhaltenden tetanischen Contraction ähnlich werden (*Harless* 1862); dieser Dauercontraction geht häufig eine rasch verlaufende Initialzuckung voraus (*Roßbach*[39], *Mostinsky*[40], *R. Müller*[41]). Ähnliche Wirkung haben Antiarin, Digitalin sowie auch Glycerin (*Langendorff*[42], *Lyle*[43], *Santesson*[44]). Für den mit Veratrin und Strychnin vergifteten Muskel ist das Latenzstadium anfangs verkürzt, später verlängert.

Nebennieren-Extrakt (Adrenalin) wirkt erregend auf die glatte Muskulatur der Gefäße, des Auges, der Haut, der Haare, des Uterus (vgl. pag. 433).

Pathologisches.

Pathologisches. — Bei sekundärer Rückenmarksentartung nach Apoplexie, bei atrophischen Muskeln ankylotischer Glieder, Muskelatrophie, progressiver Ataxie, langwieriger Paralysis agitans ist das Latenzstadium verlängert, verkürzt hingegen bei Contracturen, seniler Chorea und spastischer Tabes. — Bei cerebraler Hemiplegie im Stadium der Contractur ist die Muskelzuckung der Veratrinkurve ähnlich, ebenso bei spastischer Spinalparalyse, amyotrophischer Lateralsklerose; bei Pseudohypertrophie der Muskeln ist das Ansteigen kurz, das Absteigen sehr gedehnt. Bei Muskelatrophie nach Cerebralhemiplegien und Tabes nimmt die Höhe der Kurve ab, An- und Absteigen erfolgt sehr allmählich, der atrophische Muskel gleicht in seiner Zuckung dem ermüdeten. — Bei Chorea ist die Kurve kurz. (Über die Entartungsreaktion vgl. § 257.) — In seltenen Fällen haben bei Menschen die spontanen motorischen Erregungen sehr gedehnte Muskelzusammenziehungen mit einer Nachdauer der Contraction zur Folge („*Thomsen*sche Krankheit"). Die Muskelfasern solcher Kranken sind sehr breit, die Kerne vermehrt, die Fibrillen hypertrophisch; daneben finden sich auch Zeichen der Atrophie und Degeneration.

219. Summation der Zuckungen. Tetanus.

Wirkung zweier Reize.

Treffen den Muskel zwei an sich momentane Reize nacheinander, so ist die Wirkung verschieden, je nach der Zeit, welche zwischen den beiden Reizen verläuft: — 1. Trifft der zweite Reiz den Muskel, nachdem die durch den ersten Reiz veranlaßte Zuckung bereits vollständig abgelaufen ist (mit anderen Worten: ist die Zeitdifferenz zwischen den beiden Reizen größer als die Zuckungsdauer), so erfolgt einfach eine zweite Zuckung, ev. die Erscheinungen der Treppe, resp. der Ermüdung (vgl. § 225).

2. Trifft der zweite Reiz den Muskel zu einer Zeit, in welcher derselbe sich noch infolge des ersten Reizes in einer Phase der Verkürzung oder Wiederverlängerung befindet (mit andern Worten: ist die Zeitdifferenz zwischen den beiden Reizen kleiner als die Zuckungsdauer), so erscheint

die durch den zweiten Reiz veranlaßte Zuckung auf die erste aufgesetzt und die Wirkung vergrößert: „Superposition“ oder „Summation der Zuckungen“ (Fig. 142, *a, b*). Nach *Helmholtz*[45] verläuft dabei die durch den zweiten Reiz veranlaßte Zuckung *(3)* so, als ob die im Momente der Wirkung des zweiten Reizes bestehende Phase der Contraction die natürliche Ruheform des Muskels sei. Die Höhe der summierten Zuckung wird daher um so größer sein, je später im Stadium der steigenden Energie der zweite Reiz den Muskel trifft; die größte Wirkung wird entstehen, wenn der zweite Reiz in dem Moment wirkt, wo der Muskel das Maximum seiner Contraction auf den ersten Reiz erreicht hat: in diesem Falle kann die Verkürzung doppelt so groß werden wie die durch einen einmaligen Reiz bewirkte. Nach *Sewall*[50] tritt dies ein, wenn der zweite Reiz $^1/_{20}$ Sekunde nach dem ersten einsetzt. — Die Summation der Zuckungen tritt sowohl bei untermaximalen als bei maximalen Reizen (vgl. pag. 491) ein: die durch einen maximalen Reiz bedingte Zuckung stellt also nicht etwa das Maximum der Verkürzung dar, welches der Muskel überhaupt zu erreichen befähigt ist, sondern nur das Maximum der Verkürzung, welches auf einen einmaligen Reiz erfolgt: durch einen zweiten (und ev. noch weitere Reize) kann die Verkürzung, eben durch Summation, noch beträchtlich gesteigert werden.

Summation der Zuckungen.

Die Höhe der summierten Zuckung folgt jedoch nicht streng der *Helmholtz*schen Regel: nach *Kronecker* u. *Stanley Hall*[46] ist die summierte Zuckung höher, als der Regel entsprechen würde, wenn der zweite Reiz im ersten Sechstel der primären Zuekungskurve angreift, im zweiten und dritten Sechstel entspricht sie ziemlich genau der *Helmholtz*schen Regel, weiterhin bis zum Gipfel der primären Zuckungskurve wird sie kleiner als nach der *Helmholtz*schen Regel. Greift der zweite Reiz im absteigenden Schenkel der primären Zuekungskurve ein, so ergeben sich mannigfache Unregelmäßigkeiten. *v. Frey*[47] hat gezeigt, daß am fast gänzlich unbelasteten Muskel die *Helmholtz*sehe Regel nicht zutrifft. *Schenck*[48] fand bei isotonischen und isometrischen Zuekungen mit verschiedenen Anfangsspannungen in allen Fällen wesentliche Abweichungen von der *Helmholtz*schen Regel.

Geltung der Helmholtzschen Regel.

Die zweite Zuckung einer summierten Zuckung erreicht ihren Gipfel in einer kürzeren Zeit als die erste: Verkürzung der „Gipfelzeit“ (*v. Frey*[47], *v. Kries*[49]).

Verkürzung der Gipfelzeit.

3. Trifft der zweite Reiz den Muskel zu einer Zeit, in welcher der erste Reiz überhaupt noch nicht wirksam geworden ist (mit andern Worten: ist die Zeitdifferenz zwischen den beiden Reizen kleiner als die Latenzzeit), so erfolgt eine Summierung nur für untermaximale Reize, dagegen nicht für maximale Reize (*Helmholtz*[45]).

Naeh *Helmholtz* zeigen zwei maximale Reize keine Summation, wenn ihre Zwisehenzeit kleiner als ungefähr $^1/_{600}$ Sekunde ist; *Kronecker* u. *Stanley Hall*[46] vermißten eine Summation bei einer Reizdifferenz von $^1/_{286}$ Sekunde.

Bei der Summierung untermaximaler, sehr schnell aufeinander folgender Reize kommt es darauf an, ob die beiden Stromstöße gleich gerichtet oder entgegen gerichtet sind. Gleichgeriehtete Reize geben bei kleinstem Intervall sehr starke Summierungen, bei zunehmendem Intervall immer geringere, bis zu einem Minimalwert bei einem Intervall zwischen 0,006—0,008 Sekunden, von da an steigt die Summierung wieder mit weiter zunehmendem Reizintervall (vgl. 2). Bei entgegengesetzt gerichteten Reizen erfolgt dagegen bei kleinstem Reizintervall eine Verminderung, eine Subtraktion an Stelle der Summation; bei Vergrößerung des Intervalls folgt dann sehr schnelles Ansteigen der Summation (*v. Kries* u. *Sewall*[50]).

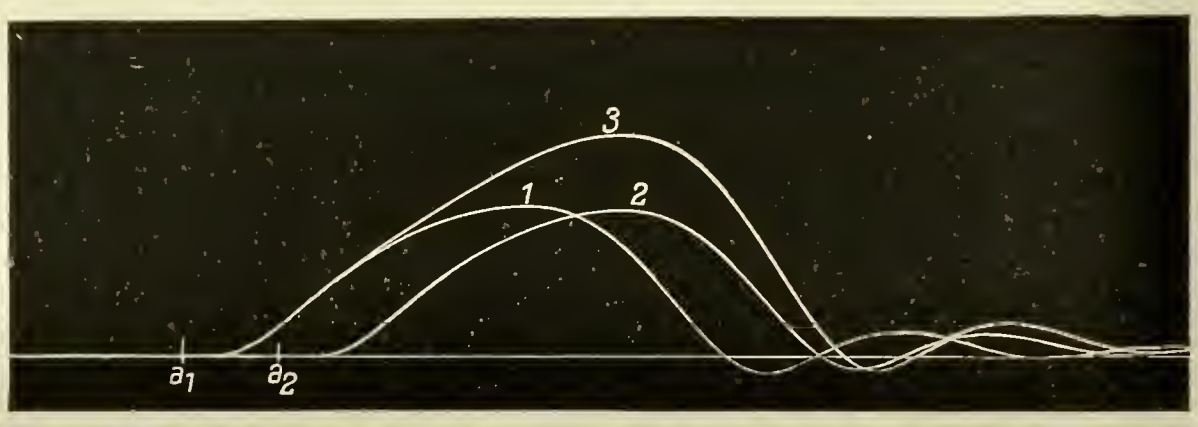
Summierung untermaximaler Reize.

Treffen den Muskel zahlreiche, schnell aufeinander folgende Reize, so hat derselbe keine Zeit, in den Pausen sich wieder zu verlängern. Er verharrt daher in einer (der Schnelligkeit der sich folgenden Reize entsprechend) stoßweise erzitternden, anhaltenden Verkürzung,

Wirkung zahlreicher Reize.

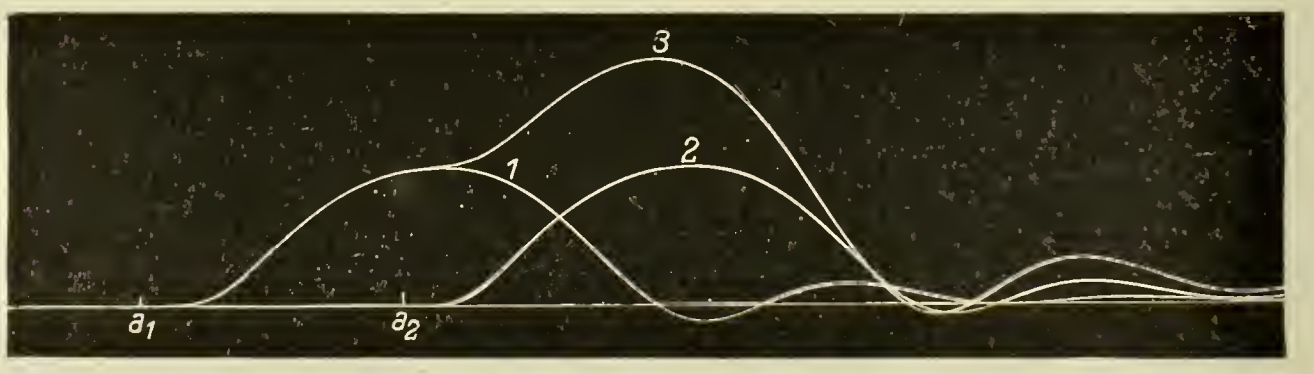
Tetanus. welche „Tetanus“ genannt wird (*Eduard Weber* 1821). Erfolgen die Reize nur mäßig schnell, so prägen sich in der Kurve noch die einzelnen Stöße aus (Fig. 143, 1 u. 2) (unvollkommener, groß- oder kleinzackiger Tetanus); häufen sie sich jedoch in schnellerer Folge, so verläuft die Kurve als eine gerade Linie (vollkommener, glatter Tetanus) (Fig. 143, 3). Aber auch der vollkommene Tetanus ist kein kontinuierlicher, gleichmäßiger Verkürzungszustand, sondern eine diskontinuierliche, aus gehäuften Zuckungen resultierende Bewegungsform. — Die Verkürzungsgröße des belasteten tetanisierten Muskels ist stets bedeutend höher als bei einem

Fig. 142 *a*.



Summierte Zuckung.
a_1 Moment des ersten. a_2 Moment des zweiten Reizes. *1* Zuckung auf den ersten Reiz allein. *2* Zuckung auf den zweiten Reiz allein. *3* Summierte Zuckung auf beide Reize hintereinander.

Fig. 142 *b*.



Summierte Zuckung.
a_1 Moment des ersten. a_2 Moment des zweiten Reizes. *1* Zuckung auf den ersten Reiz allein. *2* Zuckung auf den zweiten Reiz allein. *3* Summierte Zuckung auf beide Reize hintereinander.

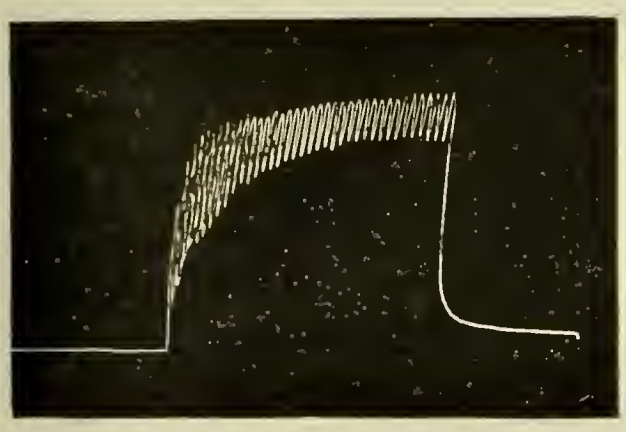
einmaligen maximalen Reiz; dagegen ist für den unbelasteten Muskel die Höhe einer maximalen Zuckung und die des Tetanus gleich groß (*v. Frey*[47]).

Einflüsse auf den Tetanus. Die Verkürzungsgröße des tetanisch contrahierten Muskels ist innerhalb gewisser Grenzen von der Stärke der Einzelreize abhängig (*Bohr*[51]), aber auch von der Frequenz der Einzelreize (*Kohnstamm*[52]). Die Steilheit der Tetanuskurve wächst mit steigender Reizstärke mehr als mit der steigenden Frequenz der Einzelreize. Bei sehr schwachen Reizen zeigt der Muskel größere Kontinuität in seiner Verkürzung, Verstärkung des Reizes läßt dann an der Kurve eine größere Diskontinuität der Kurve (Neigung zu klonischer Krampfform) erkennen (*Goldscheider*[53]), bei noch größerer Reizstärke wird dann die Kurve wieder kontinuierlicher. Die etwa nach dem Tetanus zurückbleibende Contractur (pag. 491; Fig. 143, 3) ist um so bedeutender, je stärker und länger der Reiz und je schwächer der Muskel war (*Bohr*[51]). — Bisweilen hat ein unmittelbar nach einem Tetanus applizierter Reiz eine größere Wirkung zur Folge als vor dem Tetanus (*Roßbach*[54], *Bohr*[51]), analog der Erscheinung der Treppe (pag. 492).

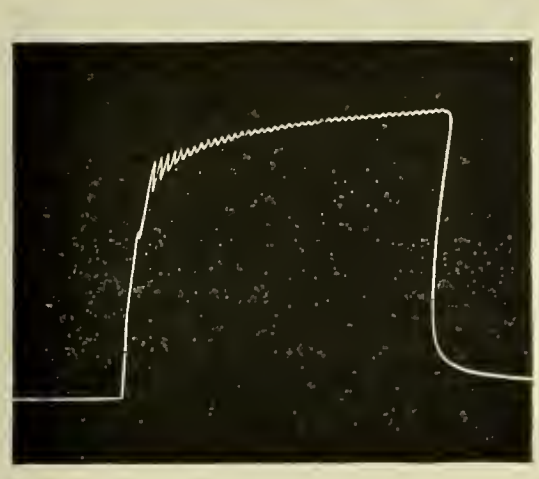
Der tetanisierte Muskel kann bei gleichbleibender Schlagfolge sich nicht auf die Dauer in gleicher Verkürzung erhalten. Vielmehr verlängert er sich infolge der eintretenden Ermüdung etwas, und zwar anfänglich schneller, später langsamer. Hört der tetanisierende Reiz auf, so gewinnt er nicht sofort seine natürliche Länge wieder (Fig. 143. 3), vielmehr verbleibt ihm für die nächste Dauer ein gewisser (namentlich nach anhaltenden Induktionsschlägen sehr ausgesprochener) Verkürzungsrückstand (pag. 491).

Reizt man den Nerven des Nervmuskelpräparates mit maximalen Reizen höherer Frequenz (über 100 Reize in der Sekunde), so zeigt sich schon bei kurzdauernder Reizung ein geringes Absinken des Tetanus, das mit zunehmender Reizfrequenz immer größer wird. Eine Steigerung der Reizfrequenz bewirkt Absinken des Tetanus bis zur

Fig. 143.



1 Großzackiger Tetanus.



2 Kleinzackiger Tetanus.

3 Glatter Tetanus.

fast völligen Erschlaffung, eine Verringerung der Reizfrequenz dagegen hohen anhaltenden Tetanus. Das Gleiche tritt ein, wenn man bei gleichbleibender Frequenz die Stärke der Reize ändert: von einer gewissen Reizintensität ab bedingt Vergrößerung der Reizstärke Absinken, Erniedrigung der Reizstärke Zunahme des Tetanus (*Wedensky*[55], *F. B. Hofmann*[56]). Diese Erscheinungen sind noch deutlicher vorhanden bei Vergiftung der Versuchstiere mit Äther resp. ganz kleinen Dosen Curarin oder Nicotin. *Wedensky*[55] erklärt dieses Verhalten durch den parabiotischen Zustand (vgl. § 245. 5) des Nervenendorgans, *F. B. Hofmann*[56] durch die Ermüdung hauptsächlich des Nervenendorgans.

Frequenz der Reize, die zur Erzeugung eines Tetanus nötig ist.

Die Frequenz der Reize, die zur Erzeugung eines Tetanus notwendig ist, hängt natürlich ab von der Zuckungsdauer des betreffenden Muskels: ein glatter Tetanus ist natürlich nur möglich, wenn die Zeitdifferenz zwischen den einzelnen Reizen gleich oder kleiner ist als die Zeitdauer der steigenden Energie des Muskels. Da nun die Zuckungsdauer

sowohl für die Muskeln verschiedener Tiere als auch für verschiedene Muskeln desselben Tieres (pag. 492), ja sogar für denselben Muskel in verschiedenen Zuständen (Ermüdung, § 225) eine verschiedene ist, so ergibt sich, daß die zur Erzeugung eines glatten Tetanus erforderliche Reizfrequenz je nach den Umständen in weiten Grenzen schwanken kann.

Beim Froschmuskel sind durchschnittlich 15 hintereinander erfolgende Schläge in 1 Sekunde erforderlich, um Tetanus zu erzeugen (beim M. hyoglossus nur 10, beim M. gastrocnemius 27 Schläge); — auch sehr schwache Schläge über 20 in 1 Sekunde bewirken den Tetanus; Schildkrötenmuskeln verfallen schon bei 2—3 Schlägen in 1 Sekunde in Tetanus, rote Kaninchenmuskeln bei 10, weiße bei über 30, menschliche Muskeln bei 8—12 Schlägen (*v. Kries*[28]), der „träge" M. abductor digiti minimi des Menschen bei 6 (*Rollett*[57]), — Vogelmuskeln noch nicht einmal bei 70 (*Marey*[58]), Insektenmuskeln noch nicht bei 350—400 Schlägen (*Marey*[58], *H. Landois*[59]). Der ermüdete Muskel (vgl. pag. 509) verfällt infolge der Verlängerung seiner Zuckungsdauer bei einer geringeren Reizfrequenz in Tetanus, als der frische. — Glatte Muskeln (Frosch) geben bei isotonischer Anordnung bei einem Reizintervall von 15 Sekunden eine eben noch sichtbar gezähnelte Kurve, bei einem Intervall von 10 Sekunden glatten Tetanus (*P. Schultz*[32]). — *O. Soltmann*[29] fand, daß weiße Kaninchenmuskeln von Neugeborenen bereits bei 16 Schlägen in 1 Sekunde in Tetanus verfallen und daß der so erzeugte Tetanus dem der ermüdeten Muskeln Ausgewachsener gleicht. Hierdurch erklärt sich der leichte Eintritt von Starrkrampf bei Neugeborenen.

Tetanische Contraction beim Menschen.

Alle in unserem Körper hervorgebrachten Bewegungen sind als tetanische zu betrachten, sie setzen sich aus einer Reihe schnell hintereinander erfolgender einzelner Zuckungen zusammen. Jede noch so stetige Bewegung läßt bei genauer Beobachtung ein intermittierendes Schwanken erkennen, das beim Zittern seinen Höhepunkt erreicht. Die Diskontinuität der willkürlichen Contraction beweist das Auftreten des Muskelgeräusches (vgl. § 224) und am sichersten die Registrierung der bei der Contraction auftretenden Aktionsströme (vgl. Elektrophysiologie).

Reizimpulse bei der Willkürbewegung.

Es liegt am nächsten, anzunehmen, daß ebenso wie beim künstlich durch Reizung des Nerven erzeugten Tetanus, so auch bei der willkürlichen Muskelcontraction zahlreiche Reize vom Centralnervensystem aus durch die Nerven dem Muskel zufließen. Über die Zahl der den Muskeln bei den willkürlichen Bewegungen in der Sekunde zugesendeten Einzelimpulse gingen die früheren Angaben auseinander (8—12—20, *v. Kries*[28], 12,5 im Mittel *Harris*[60]); nach *Piper*[61], der die Zahl der Aktionsströme bei willkürlichem Tetanus bestimmte, beträgt diese Zahl dagegen konstant 40—60, meist 50 pro Sekunde; wahrscheinlich ist dies auch der Rhythmus der vom Centralnervensystem zum Muskel gelangenden Impulse.

Bei Änderung der Contractionskraft wechselt die Zahl der Impulse nicht, bei Ermüdung dagegen sinkt sie bis auf 25 in der Sekunde. Bei der Schildkröte sinkt die Zahl bei Erniedrigung der Temperatur und steigt beim Erwärmen; bei 37° hat das Nervmuskelsystem der Schildkröte dieselbe Oscillationszahl, wie sie bei der gleichen Temperatur für den Menschen und den Warmblüter normal ist (*Piper*[61]).

Nach *Burdon—Sanderson*[62], *Buchanan*[63], *Garten*[64] hat aber der Muskel die Fähigkeit, auf sehr verschiedene Arten der Nervenreizung (konstanter Strom, Wechselströme sehr hoher Frequenz) immer in den gleichen diskontinuierlichen Erregungszustand zu verfallen: Eigenrhythmus des Muskels. Danach könnte man aus der (bei Willkürcontraction des Muskels beobachteten) Frequenz der Oscillationen der Bewegung nicht ohne weiteres auf die Zuleitung einer gleichen Zahl von nervösen Impulsen schließen. *Piper* ist dagegen der Ansicht, daß die rhythmische Erregung des Muskels nach Reizung des Nerven mit dem konstanten Strom usw. von der willkürlichen Contraction wesentlich unterschieden ist.

Eigenrhythmus des Muskels.

Es gibt auch eine Dauercontraction des Muskels, welche nicht tetanischer Art ist, also nicht aus einer Verschmelzung von Einzelzuckungen hervorgeht: z. B.

die durch gewisse chemische Substanzen (Ammoniak u. a.) bewirkte Zusammenziehung (§ 216, 2), die Wülste bei der idiomuskulären Contraction (§ 217, I, 2).

Wirkung sehr frequenter Reize.

Treffen sehr frequente Induktionsschläge (über 224 und 360 bis 5000 in 1 Sekunde für Froschmuskeln) von geringer Stärke den Muskel (oder den motorischen Nerven), so kann der Tetanus nach der „Anfangszuckung“ (*Bernstein*[65]) wieder aufhören. Bei geringster Reizfrequenz erfolgt dies am abgekühlten Nerven; je höher der Nerv temperiert ist, um so größere Reizfrequenz kann zur Erzeugung eines anhaltenden Tetanus noch wirksam sein (*v. Kries*[66]). Diese anfängliche Zusammenziehung wurde bisher von den meisten Autoren als ein kurzer Tetanus angesehen; Verstärkung des Stromes macht den Tetanus kontinuierlich (*Schönlein*[67]). Nach *Wlotzka*[68] dagegen ist diese Anfangszuckung durch den Aktionsstrom als eine echte einfache Zuckung charakterisiert.

„Anfangszuckung.“

Selbst noch auf Wechselströme höchster Frequenz (bis zu 1 Million Schwingungen in der Sekunde) reagiert der Nerv des Froschmuskelpräparates mit Sicherheit, wenn nur ein bestimmter Schwellenwert der Stromstärke erreicht ist; dieser Schwellenwert ist aber bei sehr frequenten Wechselströmen außerordentlich groß: bei 1 Million Schwingungen in der Sekunde 16000mal größer als bei Verwendung des konstanten Stromes (*Einthoven*[69]).

220. Isometrie. Auxotonische Zuckungen. Überlastung.

Schleuderzuckungen.

Der isometrische Muskelakt.

II. Isometrische Muskeltätigkeit nennt man die Änderung der Spannung, die ein Muskel bei seiner Reizung zeigt, wenn er an seinen beiden Enden so befestigt ist, daß er seine Länge nicht verändern kann (vgl. pag. 489).

Methode.

Methode: — Der Winkelrahmen *R* (Fig. 144) trägt in seinem Basalteile den im Scharnier *(p)* beweglichen langen Schreibhebel *S* (hier verkürzt gezeichnet). Der von oben hernieder hängende Muskel *(M)* ist am Schreibhebel nahe an dessen Drehpunkte befestigt. Eine starke Spiralfeder *(F)* greift an der anderen Seite des Schreibhebels ein und läßt bei der Tätigkeit des Muskels als Ausdruck der zunehmenden Spannung nur eine Spur von Verkürzung desselben zu, welche jedoch bei der großen Länge des Schreibhebels hinreichend vergrößert dargestellt wird. Durch zwei Elektroden *(r r)* wird dem Muskel ein Induktionsschlag zugeführt.

Isometrische Zuckungskurve.

Die isometrische Zuckungskurve ist der isotonischen im ganzen ähnlich (wie der Vergleich der übereinander gezeichneten Kurven Fig. 144 zeigt); sie unterscheiden sich darin: — 1. daß der zuckende Muskel im isometrischen Muskelakte schneller das Maximum seiner Spannung, als im isotonischen Akte das Maximum seiner Verkürzung erhält, und — 2. daß der zuckende Muskel im isometrischen Akte etwas länger den Grad der höchsten Spannung beibehält, während er im isotonischen Akte schneller vom höchsten Grade der Verkürzung wieder zurückgeht.

Die willkürliche Erregung beim isometrischen Muskelakt des Menschen erzeugt eine höhere Spannung als die elektrische. — Beim Frosche zeigt sich die Spannung des Muskels im Tetanus gegen doppelt so groß, als die bei einer maximalen Zuckung; beim Menschenmuskel kann sie selbst 10mal so groß werden.

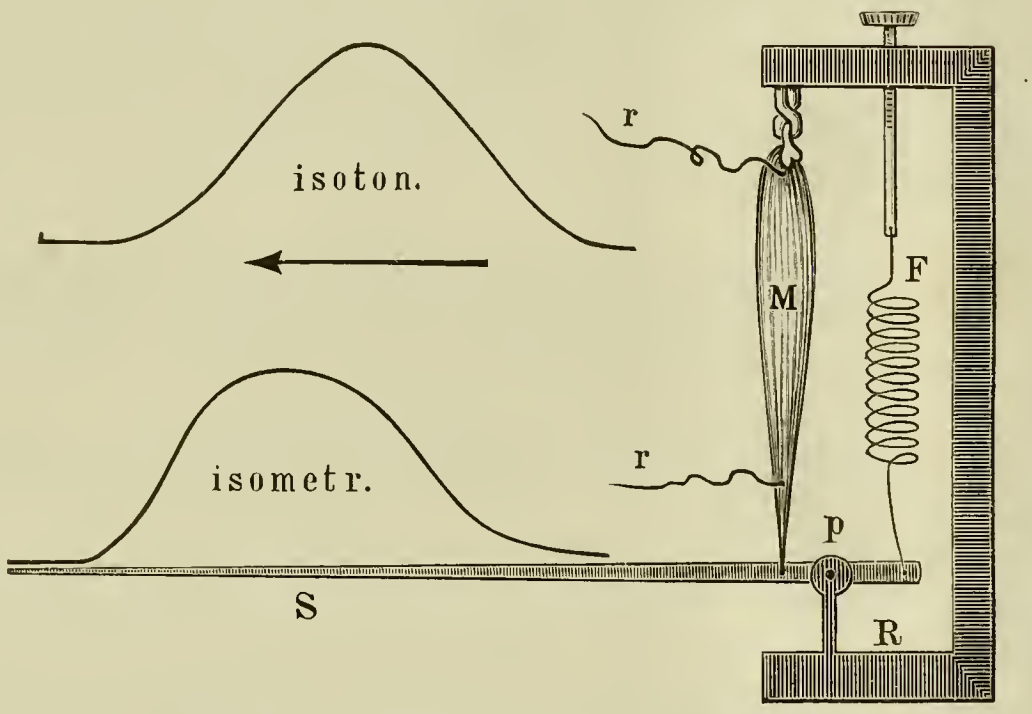
Auch bei den glatten Muskeln wird das Maximum der Spannung bei gleichbleibender Länge früher erreicht als das Maximum der Verkürzung bei gleichbleibender Spannung. Die Decrescente ist auch hier um vieles länger als die Crescente (*P. Schultz*[32]).

Isotonische und isometrische Muskeltätigkeit kommt nur unter experimentell gesetzten Bedingungen vor (wirklich vollständige Isotonie und Isometrie ist sogar hierbei niemals vorhanden). Unter den gewöhnlichen Verhältnissen ändern sich bei der Muskelcontraction sowohl die Länge wie die Spannung. Im einzelnen kann sich dabei die Mechanik in folgender Weise verschieden gestalten (vgl. *Santesson*[17]).

Auxotonische Zuckungen. 1. Auxotonische Zuckungen: es ändert sich zu gleicher Zeit Länge und Spannung des Muskels, z. B. wenn der Muskel bei seiner Verkürzung einen elastischen Körper, der dabei einen stetig zunehmenden Widerstand leistet, dehnt oder biegt.

Überlastung. 2. Das Überlastungsverfahren: Unter den Schreibhebel des zunächst gar nicht (oder mit geringeren Gewichten) belasteten Muskels wird eine Unterlage so eingestellt, daß ihr der Schreibhebel aufliegt. Nunmehr wird der Muskel belastet, resp. zu der schon vorhandenen noch

Fig. 144.



Isometrischer Muskelakt.

eine weitere Belastung hinzugefügt (Überlastung): dadurch wird die Spannung des Muskels zunächst nicht vermehrt, sondern nur der Schreibhebel fester gegen die stützende Unterlage gedrückt. Wird der Muskel nun gereizt, so vermehrt er zunächst bei gleichbleibender Länge seine Spannung, bis dieselbe gleich dem angehängten Gewichte ist, — darauf verkürzt er sich bei weiterhin gleichbleibender Spannung. Dehnt sich der Muskel dann wieder aus, so bleibt seine Spannung zunächst so lange gleich, bis sich der Schreibhebel wieder auf die Unterlage auflegt, darauf nimmt die Spannung wieder ab bis zu dem Betrage am Anfange des Versuches. Je größer die Überlastung wird, um so später tritt natürlich der Beginn der Verkürzung des Muskels ein: man hat das (aber durchaus unrichtig) als „scheinbare Verlängerung der Latenz“ bezeichnet.

Schleuderzuckungen. 3. Schleuderzuckungen: Der Muskel hebt ein an seinem freien Ende direkt befestigtes Gewicht. Die Spannung des Muskels nimmt zunächst zu, bis das Gewicht in eine genügend schnelle Bewegung gekommen ist: das Gewicht wird in die Höhe geschleudert und so der Muskel entspannt. Analog ist der Zuckungsverlauf, wenn der Muskel

an einem auf beiden Seiten mit Gewichten, die sich gegenseitig im Gleichgewicht halten, belasteten Hebel (Schwunghebel) angreift: der Muskel ändert zunächst seine Spannung, bis der Schwunghebel sich mit der erlangten Geschwindigkeit allein weiter bewegt, der Muskel wird jetzt entspannt und bewegt sich weiterhin isotonisch.

221. Fortpflanzungs-Geschwindigkeit der Contraction im Muskel.

Verlauf der Contractionswelle.

1. Wird ein längerer Muskel an seinem einen Ende gereizt, so entsteht an dieser Stelle eine Contraction, welche von hier aus schnell, einer Welle vergleichbar, über die ganze Länge des Muskels hinweg bis zu dessen anderem Ende hin verläuft (*Aeby*[70]). Die Erregung wird also infolge eines besonderen Leitungsvermögens des Muskels nach und nach allen hintereinander liegenden Muskelteilchen mitgeteilt. Die Contractionswelle verläuft beim Frosche mit einer Geschwindigkeit von 3 bis 4 *m* (*Bernstein*[65]), 2,7 *m* (*Hermann*[71]), im ganz ungeschädigten Froschmuskel mit einer Geschwindigkeit von 6 *m* in einer Sekunde (*Engelmann*[72]), beim Kaninchen von 4—5 *m* (*Bernstein* u. *Steiner*[73]), für den roten M. cruralis des Kaninchens 3—3,4 *m*, für den weißen M. semimembranosus 5,4—11,3 *m* (*Rollett*[74]), beim Hummer von nur 1 *m* (*Fredericq* u. *van de Velde*[75]), in der Herzmuskulatur von 50—100 *mm* (§ 44, 3), in glatten Muskeln von nur 10—15 *mm*. Diese Werte gelten jedoch nur für ausgeschnittene Muskeln; in den quergestreiften Muskeln des lebenden Menschen ist die Fortpflanzungs-Geschwindigkeit viel größer, nämlich 10—13 *m* (*Hermann*[76]).

Geschwindigkeit derselben.

Methode der Untersuchung.

Methode: — *Aeby*[70] (1860) legte quer über den Anfang und das Ende eines längeren Muskels je einen Schreibhebel; beide werden durch die bei der Contraction der betreffenden Muskelstelle entstehende Verdickung des Muskels gehoben und zeichnen die Bewegung übereinander auf die Kymographium-Trommel. Wird nun das eine Ende des Muskels gereizt, so hebt die durch den Muskel verlaufende Contractionswelle zuerst den näher, dann den ferner liegenden Hebel. Aus dem Abstande der Erhebungen der beiden Zeichenhebel und der Geschwindigkeit der Bewegung der Trommel ergibt sich die Schnelligkeit der Fortpflanzung der Contractionswelle in der geprüften Strecke. — *Engelmann*[72] schrieb die Zuckungen des Sartorius auf, während dieser einmal an einem unteren fixierten Ende, das andere Mal an seinem oberen Ende gereizt wurde: die Differenz der Latenzen ist die Zeit, welche die Fortleitung der Contractionswelle vom oberen bis zum unteren Ende gebraucht hat. — Vgl. die Messung der Fortpflanzungs-Geschwindigkeit der Contractionswelle mit Hilfe der Aktionsströme des Muskels § 252.

Contractionsdauer.

Die der Abszissenlänge der (von jedem Zeichenhebel verzeichneten) Kurve entsprechende Zeit ist gleich der Dauer der Contraction dieser Stelle des Muskels (nach *Bernstein*[60] 0,053—0,098 Sekunde). Dieser Wert, multipliziert mit der gefundenen Fortpflanzungs-Geschwindigkeit der Contractionswelle im Muskel, gibt die Wellenlänge der Contractionswelle (= 200—380 *mm*).

Wellenlänge.

Einflüsse.

Kälte, Ermüdung, allmähliches Absterben, manche Gifte vermindern die Sehnelligkeit und die Höhe der Contractionswelle; dagegen ist die Größe des Reizes und das Maß etwaiger Belastung des Muskels auf die Sehnelligkeit der Welle ohne Einfluß (*Aeby*[70], *Engelmann*[72], *Piper*[77]). Am ausgeschnittenen Muskel nimmt die Welle bei ihrem Verlauf durch die Muskellänge an Größe ab (*Bernstein*[65]), jedoch nicht am Muskel des lebenden Menschen oder Tieres. Das Leitungsvermögen wird durch die Contrac-

tion selbst vorübergehend aufgehoben und kehrt erst allmählich wieder zurück; eine neue Reizwelle kann daher erst nach einer bestimmten Ruhezeit von der direkt erregten Stelle ausgehen, diese Ruhezeit ist für quergestreifte Muskeln sehr viel kürzer als für glatte. (Beim Nerven wird ebenso das Leitungsvermögen durch eine voraufgehende Erregung beeinflußt; die notwendige Ruhezeit ist hier aber noch sehr viel kürzer als beim quergestreiften Muskel.) — Nie geht die Contractionswelle einer quergestreiften Muskelfaser auf eine nebenliegende über, auch überspringt sie weder eine Zwischensehne, noch eine Inscriptio tendinea. Dagegen findet im Herzmuskel und in der glatten Muskulatur eine Leitung des Contractionsvorganges von Zelle zu Zelle statt (§ 44, 3).

Mehrere Contractionswellen.

2. Wird ein längerer Muskel in der Mitte lokal gereizt, so verläuft von der Reizstelle aus nach beiden Enden hin je eine Contractionswelle (die im übrigen dieselben vorhin besprochenen Eigenschaften besitzt). — Werden zwei oder mehrere Stellen des Muskels gleichzeitig gereizt, so geht von jeder eine Wellenbewegung aus, die verschiedenen Wellen gehen sogar gegenseitig übereinander hinweg.

Reizung vom Nerven aus.

3. Trifft ein Reiz den motorischen Nerven des Muskels, so wird derselbe einer jeden Muskelfaser besonders zugeleitet, deren Contractionswelle nun an der Nerveneintrittsstelle entstehen und sich von hier nach beiden Seiten fortpflanzen muß. Entsprechend der offenbar ungleichen Länge der motorischen Fasern vom Stamme bis zur Nerveneintrittsstelle, wird die Zuckung in den verschiedenen Muskelfasern (da die Leitung durch den motorischen Nerven ebenfalls Zeit erfordert, § 246) nicht in absolut gleichem Momente beginnen. Allein die Differenz ist so gering, daß der vom Nerven aus gereizte Muskel sich als ganzer momentan zusammenzuziehen scheint.

222. Arbeit des Muskels.

Die Muskeln sind die vollkommensten Kraftmaschinen, einmal weil sie durch häufige Arbeitsleistung stärker und für fernere Leistungen ausdauernder werden, sodann, weil sie den bei ihrer Tätigkeit verbrauchten Stoff am besten ausnutzen. Niemals kann in einer Maschine aus chemischen Spannkräften allein Arbeit umgesetzt werden, ein Teil der chemischen Spannkräfte wird immer in Wärme umgewandelt und geht so für den Zweck der Maschine verloren, nur der Rest liefert nutzbare Arbeit. Je größer der Bruchteil der in Arbeit umgesetzten Spannkräfte ist, um so besser nutzt die Maschine das Heizmaterial aus, um so größer ist der „Nutzeffekt“ oder „Wirkungsgrad“ der Maschine. Während die beste Gaskraftmaschine aus den Spannkräften des Leuchtgases 10,82% in Arbeit, den Rest in Wärme umsetzt, vermag der Mensch aus den verbrauchten chemischen Spannkräften der Nahrung sogar 35% Arbeit (bei Steigarbeit, bei andersartiger Arbeit nur 25,4%) zu liefern (*Zuntz*[78], *Lehmann*, *Hagemann*[79], *Katzenstein*[80]). Der Wirkungsgrad der Muskelmaschine ist also erheblich höher als der irgend einer künstlichen Maschine. Andrerseits ergibt sich hieraus, daß für die Leistung einer bestimmten in Kilogramm-Metern oder Calorien gemessenen Arbeit im Körper stets das 3—4fache an chemischer Energie verbraucht werden muß.

Nutzeffekt der Muskelmaschine.

Maß der Arbeit.

Die von einem Muskel geleistete Arbeit (A) ist (vgl. § 3) gleich dem Produkte aus der Hubhöhe (s) und dem gehobenen Gewichte (P); also $A = s P$.

Hieraus ergibt sich zunächst, daß, wenn der Muskel gar nicht belastet wird (wenn also $P = 0$ ist), auch $A = 0$ sein muß, d. h. es wird bei fehlender Belastung auch keine Arbeit geleistet. Wird ferner der Muskel mit einem so großen Gewichte belastet, daß er sich gar nicht mehr zu verkürzen vermag (also $s = 0$ wird), so ist ebenfalls die Arbeit gleich Null. Zwischen diesen beiden Extremen vermag nun der tätige Muskel Arbeit zu leisten.

Genau genommen hebt der Muskel bei der Contraction außer dem angehängten Gewicht P auch zur Hälfte sein eigenes Gewicht p, also $A = (P + {}^1/_2\ p)\ s$.

Wird der Muskel durch das von ihm gehobene Gewicht nach beendeter Zusammenziehung wieder gedehnt, so leistet er natürlich keine (nach außen übertragene) Arbeit, sondern nur, wenn ihm das Gewicht auf der Höhe der Contraction abgenommen wird. Will man die in mehreren aufeinander folgenden Zuckungen geleistete Arbeit bestimmen, so muß man daher dafür sorgen, daß das gehobene Gewicht nach jeder Muskelcontraction während der Erschlaffung des Muskels auf der Höhe, zu der es gehoben ist, verbleibt und durch die nächste Contraction weiter gehoben wird; diesem Zwecke dient der Arbeitssammler von *Fick*[81].

Größe der Arbeit bei maximaler Reizung.

I. Beim „Maximalreize", d. h. bei einer Reizstärke, bei welcher der unbelastete Muskel den höchsten Grad seiner Zusammenziehung auf einmaligen Reiz erfährt (vgl. pag. 491), nimmt die Arbeit mit steigender Belastung zunächst zu, da die Hubhöhe des Muskels nicht etwa proportional der steigenden Belastung abnimmt, sondern in viel geringerem Maße (vgl. pag. 492). Bei einer gewissen Belastung wird das Maximum an Arbeit geleistet. Kann sodann bei zunehmender Belastung der Muskel nur noch immer geringere Hubhöhen ausführen, so nimmt die Arbeit wieder mehr und mehr ab und wird schließlich (wie bereits bemerkt) beim Ausbleiben des Hubes wieder = 0.

Beispiel vom Froschmuskel nach *Eduard Weber*[82].

Belastungsgewicht in Grammen	Hubhöhe in Millimetern	Arbeitsleistung in Gramm-Millimetern
5	27,6	138
15	25,1	376
25	11,45	286
30	6,3	189

Hat ein Muskel sich zur Hebung eines großen Gewichtes möglichst verkürzt, so kann er nun noch weitere Arbeit leisten, indem man ihn nach und nach entlastet. Er verkürzt sich dann weiter und leistet weitere neue Arbeit durch Hebung der verminderten Last.

Nimmt man dem Muskel Arbeit ab, indem man die Last schon vor der Zuckung hebt auf einen Teil der Höhe, auf welche sie der maximal gereizte, belastete Muskel heben würde, so hebt er sie über diese hinaus (*v. Kries*[83], *v. Frey*[47]).

Die Untersuchungen über die Muskelarbeit lehren:

Gesetze über die Muskelarbeit.

1. Der Muskel kann eine um so größere Last heben, je größer sein Querschnitt ist, d. h. je mehr Fasern er nebeneinander enthält (*Eduard Weber*[82]): die Muskelkraft ist (unter sonst gleichen Umständen) dem Querschnitt des Muskels proportional.

2. Der Muskel vermag eine Last um so höher emporzuheben, je länger er ist (*Joh. Bernoulli* 1697): die Hubhöhe ist (unter sonst gleichen Umständen) der Länge der Muskelfasern proportional.

3. Der Muskel vermag bei beginnender Verkürzung das größte Gewicht zu heben; bei fortschreitender Verkürzung kann er stetig nur kleinere

Lasten heben, nahe dem Maximum der Verkürzung nur relativ geringe (*Theod. Schwann*[84]).

4. Unter „absoluter Muskelkraft“ — versteht man nach *Ed. Weber* das Gewicht, welches der maximal gereizte Muskel eben nicht mehr (von seiner natürlichen Form der Ruhe aus) zu heben vermag, ohne jedoch auch durch dasselbe im Momente der Reizung gedehnt zu werden.

Maß der absoluten Muskelkraft.

Um ein Maß für die Vergleichung der absoluten Muskelkraft — für verschiedene Muskeln (auch bei verschiedenen Tieren) zu gewinnen, berechnet man die absolute Muskelkraft auf 1 Quadratzentimeter des Querschnittes. Der Querschnitt eines Muskels wird gefunden durch Division des Volumens desselben durch die mittlere Länge seiner Fasern. Das Volumen ist gleich dem absoluten Gewichte des betreffenden Muskels dividiert durch das spezifische Gewicht der Muskelsubstanz = 1058. Bei den Versuchen am Menschen bestimmt man den Querschnitt der geprüften Muskeln an Leichen, deren Konstitution und Muskelentwicklung der der Versuchsperson gleich ist. — So ist die absolute Muskelkraft für 1 cm^2 Froschmuskel = 2,8 bis 3 *kg* (*J. Rosenthal*[85]), — für 1 cm^2 Menschenmuskel = 7 bis 8 (*Henke*[86] u. *Knorz*[87]), 9 bis 10 *kg* (*Koster*[88], *Haughton*[89]); für den menschlichen Wadenmuskel fand *Hermann*[90] 6,24 *kg*. — [Die analogen Werte sind für Crustaceen 1,8 bis 3,2, — für Käfer 3,4 bis 6,9 — für Muscheln 4,5 bis 12,4 *kg* (*Camerano*[91])].

Glatte Muskeln vermögen große Arbeitsleistungen zu bewirken, z. B. der Uterus bei der Geburt, — die Reibmägen der Körnerfresser (pag. 231). Der Froschdarm kann einen Druck bis $1^1/_2$ *m* Wassersäule überwinden. — *P. Schultz*[32] fand an dem von ihm untersuchten glatten Muskelpräparat (pag. 493) die absolute Muskelkraft für den Quadratzentimeter = 570 *g*.

Nach Satz 3 ist es einleuchtend, daß ein Muskel bei einer Zuckung um so größere absolute Muskelkraft entfaltet, je mehr er vor der Contraction ausgespannt war (*Feuerstein*[92]).

Arbeit während des Tetanus.

5. Wenn während des Tetanus der Muskel ein Gewicht dauernd gehoben hält, so leistet er während des Haltens selbst keine äußere Arbeit, sondern nur in dem Momente des Erhebens. Während des Haltens der Last bedarf aber der Muskel dauernder Reize, er zeigt erhöhten Stoffumsatz und Ermüdung: die chemischen Spannkräfte werden unter diesen Umständen nur in Wärme (statt in Wärme und Arbeit) umgesetzt.

Bei maximaler Reizstärke vermag ein Muskel in einer einfachen Zuckung nicht ein so großes Gewicht zu heben als bei tetanischer Reizung. Bei der tetanischen Reizung entfaltet der Muskel eine um so größere (selbst bis zur doppelten) Kraft, je häufiger die Reizfrequenz im Tetanus ist [beobachtet bei steigender Reizzahl bis zu 100 Reizen in einer Sekunde].

Größe der Arbeit bei nicht maximaler Reizung.

II. Wird der Muskel mit untermaximalen [nicht die maximale Verkürzung erzielenden (pag. 491)] Reizen erregt, so ist zweierlei möglich. Entweder es bleibt die Stärke des Reizes stets gleich, während die Belastung wechselt. In diesem Falle richtet sich das Maß der geleisteten Arbeit nach demselben Gesetze wie bei maximaler Erregung. Oder aber es bleibt die Belastung gleich groß, während die Stärke des Reizes variiert. In letzterem Falle sah *Fick*[93] die Hubhöhe in direktem Verhältnisse mit der Stärke des Reizes wachsen.

Wirkung von Schwungmassen.

III. Der tätige Muskel vermag erheblich mehr Arbeit zu leisten, wenn die zu hebende Last mit einer trägen, nach Art eines Schwungrades wirkenden Masse verbunden ist, so daß die Last emporgeschleudert wird (pag. 500). *Starke*[94] konnte durch passende Wahl bewegter Schwungmassen die einer maximalen Zuckung entsprechende Arbeit fast vervierfachen. Auch die Wärmeproduktion nimmt unter diesen Verhält-

nissen, jedoch viel weniger, zu und bei der Ermüdung viel rascher wieder ab.

Hält man bei stark angestrengten Muskeln ein Glied zunächst durch einen Widerstand an der Bewegung zurück und läßt man es nun plötzlich los, so schnellt es mit größter Kraft und Schnelligkeit in die durch die Muskelcontraction bedingte Lage (*Fick*[95]); derartige schnellende Bewegungen finden sich zumal bei Grashüpfern, Sehnellkäfern, Käsemaden (*Haycraft*[96]).

Kraftmesser.

Die absolute Kraft gewisser Muskelgruppen kann praktisch leicht durch sog. Kraftmesser (Dynamometer) gemessen werden, die nach Art der Federwagen konstruiert sind, auf welche man den Druck oder Zug der betreffenden Muskeln einwirken läßt. *Quetelet*[97] hat statistiseh die Kraft gewisser Muskelgruppen festgestellt; der Druck beider Hände des Mannes ist = 70 *kg*. Der Zug beträgt das Doppelte. Die Kraft der Hände des Weibes ist um ein Drittel geringer. — Der Mann kann ferner mehr als das Doppelte seines eigenen Gewichtes tragen, das Weib nur die Hälfte davon, Knaben vermögen um ein Drittel mehr zu tragen als Mädchen.

Arbeitsleistung des Menschen,

Bei der Beurteilung der Arbeitsleistung des Menschen — kommt nicht allein in Betraeht, eine wie große Arbeit er in einem Momente auszuüben vermag, sondern wie oft er die Arbeitsleistung produzieren kann. Man rechnet als Mittelwert der täglichen Arbeit eines Mannes bei 8 Stunden Tätigkeit 6,3—10 (höchstens 10,5 bis 11) Kilogramm-Meter in 1 Sekunde — also einen täglichen Nutzeffekt von 288000 (rund 300000) Kilogramm-Meter. [Die Sekundenarbeit eines Pferdes wird zu 75 Kilogramm-Meter angenommen („Pferdekraft", — „dynamisches Pferd")].

des Pferdes.

Über die Arbeit beim Gehen und Radfahren siehe § 231.

223. Wärmebildung des tätigen Muskels.[98]

Methode.

Methode. — Die Erwärmung des Muskels bei seiner Contraction kann man durch feine Thermometer, welehe man zwischen die Muskeln einschiebt, beobachten; für genauere Untersuehungen kommt nur das thermoelektrisehe Verfahren in Betracht, § 194 B. (vgl. *Bürker*[99]).

Wärmebildung isolierter Muskeln.

Nachdem schon *Bunzen* 1805 bei der Muskeltätigkeit eine Entwicklung von Wärme beobachtet hatte, zeigte *v. Helmholtz*[100] (1848), daß auch der ausgeschnittene, 2 bis 3 Minuten tetanisierte Froschmuskel eine Temperatursteigerung von 0,14 bis 0,18° C erkennen läßt. *R. Heidenhain*[101] gelang es sogar, für jede einzelne Zuckung eine Temperaturzunahme von 0,001 bis 0,005° C thermoelektrisch nachzuweisen.

Beim Menschen kann man an den elektrisch zur Contraction gebrachten Muskeln die Wärmebildung durch die Haut hindurch wahrnehmen (*v. Ziemssen*[102]); dasselbe fand *Landois* auch dann, wenn die Bewegung willkürlich ausgeführt wurde. Das aus dem tätigen Muskel abfließende Venenblut wird wärmer, bei energischer Aktion selbst 0,6° C wärmer als das Arterienblut (*Meade Smith*[103]).

Eine Zuckung eines 1 *g* wiegenden Froschmuskels produziert eine Wärmemenge von ungefähr 3 Mikrocalorien, welche 3 *mg* Wasser von 0° auf 1° C höher temperieren kann. — Arbeitsleistung und Wärmeproduktion des Herzmuskels sind naeh *Weizsäcker*[104] sehr viel höher.

Umsatz der chemischen Spannkraft in Wärme und Arbeit.

Die bei der Contraction im Muskel frei werdende chemische Spannkraft wird im allgemeinen umgesetzt in Wärme und Arbeit [von den quantitativ nur geringfügigen elektrischen Vorgängen wird hier abgesehen]; nach dem Gesetz von der Erhaltung der Energie muß die Summe der geleisteten Arbeit und der produzierten Wärme gleich sein der Menge der umgesetzten chemischen Spannkraft. Man kann aber unter besonderen Versuchsbedingungen es so einrichten, daß der Muskel bei seiner Contraction keine Arbeit leistet; alsdann wird die gesamte frei werdende chemische Spannkraft in Wärme umgesetzt. Beide Fälle werden im folgenden gesondert betrachtet, der letzte als der einfachere zuerst.

nur in Wärme.

Umsatz der chemischen Spannkraft nur in Wärme.

I. Trägt der Muskel bei der Contraction ein Gewicht, welches ihn in der Ruhe wieder ausdehnt, so leistet er hierbei keine nach außen übertragene Arbeit, es geht somit alle umgesetzte chemische Spannkraft während dieser Bewegung in Wärme über. Unter diesen Verhältnissen ist die Wärmeentwicklung (also auch die Menge der umgesetzten chemischen Spannkraft) abhängig:

Einfluß der Spannung auf die Wärmebildung.

1. von der Spannung des Muskels. Mit zunehmender Belastung wächst die Wärmeproduktion bis zu einem Maximum, dann nimmt sie mit weiterer Belastung wieder ab. Das Wärmemaximum wird bereits bei einer geringeren Belastung erreicht als das Maximum der Arbeitsleistung (vgl. unten, II.) (*R. Heidenhain*[101]). Die Menge der im Muskel umgesetzten chemischen Spannkraft richtet sich also nach der Größe der vom Muskel zu überwindenden Widerstände. Verhindert man den Muskel durch Fixierung seiner Enden an der Verkürzung, so daß nur seine Spannung bei der Contraction zunimmt (isometrische Zuckung, pag. 499), so erfolgt während der Reizung das Maximum der Erwärmung, und zwar um so schneller, je schneller die Reize aufeinander folgen (*A. Fick*[105]).

Wärmebildung im Starrkrampf.

Ein den Verhältnissen bei der isometrischen Zuckung analoger Zustand besteht während des Starrkrampfes, in welchem die heftig contrahierten Muskeln sich das Gegengewicht halten. Hierbei wird eine sehr hohe Wärmeentwicklung beobachtet (vgl. § 206). Hunde, die man durch elektrische Reize oder krampferregende Gifte in anhaltenden Tetanus versetzt, verenden sogar durch Ansteigen ihrer Körpertemperatur bis zu einer tödlichen Höhe (44—45° C).

Einfluß des Reizes auf die Wärmebildung.

2. Von der Reizstärke. Mit steigendem Reiz nimmt die Wärmebildung zu — bei isotonischen Zuckungen anfangs schneller als die Hubhöhen (*Nawalichin*[106]), bei starken Reizen proportional denselben, — bei isometrischem Tetanus rascher als die Spannung (*A. Fick*[107]). — Die Menge der erzeugten Wärme hängt auch ab von der Art des Reizes, z. B. produziert der durch langsame Schläge in Tetanus versetzte Muskel mehr Wärme, als der durch sehr schnelle Schläge contrahierte (*v. Kries* u. *Metzner*[108]). Auch wenn die Hubhöhe, die Stärke des Reizes und die Spannung des arbeitenden Muskels bei aufeinander folgenden Zuckungen sich gleich bleiben, so entwickelt der Muskel bei der ersten Zukkung dennoch mehr Wärme als bei den folgenden (*Danilewsky*[109]).

Umsatz der chemischen Spannkraft in Wärme und Arbeit.

II. Wird der Muskel auf der Höhe der Contraction von seinem anhängenden Gewichte entlastet, so hat er eine nach außen übertragene Arbeit geleistet, die frei gewordene Spannkraft ist in Wärme und Arbeit umgesetzt worden. In diesem Falle ist die erzeugte Wärme geringer (als bei I), und zwar sind die Werte für die geleistete Arbeit und die minder produzierte Wärme entsprechend dem Gesetz von der Erhaltung der Energie (§ 3) äquivalent (*Danilewski*[109]). Wird der Muskel unter diesen Bedingungen mit zunehmenden Gewichten belastet, so steigt dabei die geleistete Arbeit (vgl. oben. I) schneller als die produzierte Wärme, d. h. von der frei gewordenen Spannkraft wird bei höherer Belastung ein größerer Teil in Arbeit umgesetzt als bei niedriger Belastung; im besten Falle beträgt die geleistete Arbeit $^1/_4$ der umgesetzten Spannkräfte (*A. Fick*[110]) [bei den besten Gaskraftmaschinen nur $^1/_{10}$, vgl. § 222].

Theoretische Folgerungen über die Art der Umwandlung der chemischen Spannkraft in Arbeit im Muskel.

Aus der Tatsache, daß bei der Muskelcontraction die chemische Spannkraft bis zu $^1/_4$ in Arbeit umgesetzt werden kann, läßt sich durch Rechnung ableiten, daß die Art der Umwandlung der chemischen Spannkraft in Arbeit im Muskel nicht in der Weise stattfinden kann, wie z. B. in der Dampfmaschine, bei der die chemische Spannkraft erst in Wärme und diese dann zum Teil in Arbeit umgesetzt wird. Wahrscheinlich wird im Muskel die chemische Spannkraft direkt, ohne den Umweg über die

Wärme, in Arbeit umgewandelt: der Muskel ist keine thermodynamische, sondern eine chemodynamische Maschine (*A. Fick*[105]). (Über Theorien der Muskelcontraction vgl. *Engelmann*[111], *Bernstein*[112], *Zuntz*[113]). *Der Muskel eine chemodynamische Maschine.*

Bei höherer Temperatur zeigt der Muskel größeren Stoffumsatz, und zwar unter Erzeugung größerer Wärmemengen, ohne daß die Arbeitsleistung steigt (*A. Fick*[105]).

Wird dieselbe Arbeitsleistung einmal durch viele, aber kleinere, das zweite Mal durch wenigere, aber größere Contractionen geleistet, so ist im letzteren Falle die Wärmeentwicklung größer (*Heidenhain* u. *Nawalichin*[106]). Es deutet dies also an, daß große Contractionen mit einem relativ bedeutenderen Stoffumsatz einhergehen als kleinere, womit die Erfahrung im Einklange steht, daß z. B. die Ersteigung eines Turmes auf einer hochstufigen Treppe viel mehr ermüdet (Stoffumsatz fordert) als auf einer mit niedrigen Stufen.

Vollführt der belastete Muskel hintereinander einzelne Verkürzungen, mittelst deren er arbeitet, so ist die Wärmeentwicklung größer, als wenn er in tetanischer Contraction dauernd das Gewicht trägt. Es wirkt also der Übergang des Muskels in die verkürzte Form stärker wärmeerzeugend als die Erhaltung in dieser Form (*Fick*[105]). — Auch summierte Zuckungen sind demgemäß von einer geringeren Wärmeentwicklung begleitet, als die Wärmebildung der beiden einzeln erfolgenden Zuckungen beträgt (*Schenk* u. *Bradt*[114]).

Mit zunehmender Ermüdung nimmt die Wärmebildung ab, in der Erholung wieder zu (*A. Fick*[105]). Der Muskel ermüdet aber eher in seiner Wärmebildung als in seiner Arbeitsleistung (*Heidenhain*[101]); der ermüdete Muskel arbeitet also sparsamer als der ausgeruhte, indem er von der gesamten freiwerdenden Spannkraft einen größeren Teil in Arbeit verwandelt. *Wärmebildung bei Ermüdung.*

In einem Muskel, welcher in normaler Weise vom Blute durchströmt wird, geht die Wärmeproduktion (und auch die mechanische Arbeitsleistung) viel energischer von statten als im Muskel mit unterbrochener Circulation. Auch erfolgt hier die Erholung nach Ermüdung schneller und vollkommen (*Meade Smith*[103]).

224. Das Muskelgeräusch.

Wenn ein Muskel willkürlich oder künstlich, z. B. durch tetanisierende Reizung in dauernde Contraction versetzt wird, so vernimmt man dabei einen Ton oder Geräusch (*Swammerdam, Alb. v. Haller, Wollaston*[115]). *Muskelton oder Muskelgeräusch.*

Methode: — Man behorcht entweder mit direkt aufgelegtem Ohre oder mittelst des Hörrohres einen tetanisch gespannten Muskel eines Menschen oder Tieres. Das Muskelgeräusch der Kaumuskeln hört man, wenn man bei zugestopften äußeren Gehörgängen heftig die Kiefer gegeneinander preßt. Steckt man in einen äußeren Gehörgang (bei gleichzeitigem Verschluß des anderen) ein Stäbchen, von dessen Ende ein mit Gewichten belasteter tetanisierter Froschmuskel niederhängt, so hört man den Ton dieses Muskels. *Beobachtung am Menschen.*

Das Muskelgeräusch beweist, daß die scheinbar dauernde Contraction des Muskels kein stetiger Vorgang ist, sondern sich aus zahlreichen, schnell aufeinander folgenden einzelnen Zuckungen zusammensetzt, also tetanischer Natur ist. Aus der Höhe des Muskeltons würde sich die Schwingungszahl, also auch die Zahl der einzelnen Contractionen, die der Muskel in der Sekunde ausführt, ergeben. Nach *Helmholtz*[116] soll der vom Willen aus in Contraction versetzte Muskel 19,5—20 Schwingungen in 1 Sekunde machen; man soll aber nicht den diesen wenigen Schwingungen entsprechenden, sehr tiefen Ton, sondern den ersten Oberton, dem die doppelte Schwingungszahl zukommt, hören. Eine genaue Bestimmung der Schwingungszahl ist aber hier, wo es sich mehr um ein Geräusch handelt, kaum möglich. Nach *Piper* macht der willkürlich contrahierte Muskel 50 Schwingungen in 1 Sekunde (vgl. pag. 498). *Schwingungszahl des Muskeltons.*

Über das Verhalten des Muskeltons bei künstlicher tetanisierender Reizung gehen die Angaben der Untersucher auseinander. Reizt man den Muskel direkt mittelst tetanisierender Induktionsströme (beim Tier oder Menschen), so ist (wenigstens innerhalb bestimmter Reizfrequenzen, s. u.) *Muskelton bei künstlicher Reizung des Muskels,*

die Schwingungszahl des Muskeltons genau übereinstimmend mit der Zahl der Vibrationen des federnden Hammers des Induktionsapparates; er kann daher durch veränderte Spannung der Feder erhöht oder vertieft werden.

des Nerven, Wird der Muskel indirekt gereizt durch Anwendung der Induktionsströme auf den Nerven, so ist der Ton nicht so stark (im übrigen aber von derselben Schwingungszahl). Man hat durch schnelle Induktionsschläge Töne bis zu 704 (*Lovén*[117]) und 1000 Schwingungen in einer Sekunde hervorgerufen (*Bernstein*[118]).

des Centralnervensystems. Dagegen soll bei Reizung des Rückenmarks resp. der motorischen Großhirncentren die Schwingungszahl des Muskeltons der Schwingungszahl des Unterbrechers nicht entsprechen, sondern dieselbe sein wie bei willkürlicher Contraction des Muskels; diese Angaben werden jedoch von anderen Autoren bestritten.

Genauere Angaben der einzelnen Untersucher. Nach *Stern*[119] hört man an der Unterschenkelmuskulatur des Kaninchens bei Reizung des peripheren Nerven an frischen Präparaten bei den niedrigsten Reizfrequenzen bis ungefähr 21 pro Sekunde die erste oder zweite höhere Oktave des Reizgebertons; von 21—36 Reizen pro Sekunde neben höheren Oktaven manchmal schon den gleichen Ton wie vom Reizgeber („Unisono"), von ungefähr 36—365 Reizen pro Sekunde deutliches Unisono. Höhere Reizfrequenzen geben auch bei ziemlich starken Strömen tiefere Oktaven, zuerst die erste, dann bei steigender Reizfrequenz die zweite und dritte tiefere. Doch kann man auch bei den letzteren Frequenzen mittelst Stromverstärkung den Ton auf die erste tiefere Oktave hinaufbringen. Bei noch weiterer Steigerung der Reizfrequenz ist nur noch ein Geräusch wahrnehmbar. Bei Reizung des durchschnittenen Halsmarkes hört man bei Reizfrequenzen von 35—230 in der Sekunde deutliches Unisono; von ca. 230—460 tiefere Oktaven, die dritte, zweite und erste tiefere Oktave allein oder zwei Töne zu gleicher Zeit; dabei aufsteigende Reihe der Oktaven von der dritten unteren bis zur ersten bei Zunahme der Reizstärke, Absteigen der Oktaven bei andauernder Reizung von gleichmäßiger Stärke. Bei Reizung der Großhirnrinde hört man bei Reizfrequenz 21 pro Sekunde die erste höhere Oktave, von Reizfrequenz 34—68 pro Sekunde Unisono, von Reizfrequenz 129—307 tiefere Oktaven, und zwar wie bei Reizung vom Rückenmark desto tiefere Oktaven, je höher der Ton des Reizgebers. — *Brünings*[120] beobachtete dagegen am Froschgastrocnemius weder bei direkter noch indirekter Reizung jemals, daß der Muskel einen Ton von anderer Frequenz gab, als den des Reizgebers. Vermehrt man beim direkt gereizten Muskel die Reizfrequenz, so nimmt die Intensität des Muskeltones allmählich ab, und von einer bestimmten Frequenz ab hört man bei fortbestehendem Tetanus keinen Ton mehr. Diese obere Tongrenze liegt um so höher, je frischer der Muskel, je stärker die Reizung und je höher die Temperatur des Muskels ist. Bei indirekter Reizung ist neben dem Muskelton zumeist noch ein Geräusch hörbar, welches bei höheren Reizfrequenzen immer deutlicher wird und jenseits der Tongrenze (s. oben) allein übrig bleibt.

Hörbare Muskeltöne bei Fischen. *Landois*[121] hat 1873 zuerst die Beobachtung veröffentlicht, daß die knurrenden Geräusche, welche manche Fische [Cottus („Knurrhahn")] von sich geben können, herrühren von den starken Tönen ihrer krampfhaft bewegten Muskeln des Schultergürtels, welche durch die große, von festem Knochengerüste umgebene Mundrachenhöhle durch Resonanz noch verstärkt werden. Dabei fand *Landois,* daß selbst ein einziger Induktionsschlag, der die Muskeln erregte, das Muskelgeräusch hervorrufen konnte. Auch *Herroun, Yeo* u. *Mac William*[122] fanden dasselbe an zuckenden Muskeln des Menschen. Danach müßte es als zweifelhaft bezeichnet werden, ob der Muskelton als ein Beweis dafür gelten darf, daß der Tetanus sich aus einer Reihe diskontinuierlicher Vorgänge zusammensetzt. Der 1. Herzton ist zum Teil Muskelton (vgl. § 43); dennoch entspricht die Contraction des Herzmuskels nicht einem Tetanus, sondern einer einfachen Zuckung (vgl. pag. 103).

225. Ermüdung des Muskels.

Ermüdung. Durch anhaltende Tätigkeit wird der Muskel in einen Zustand geringerer Leistungsfähigkeit versetzt, der als „Ermüdung" bezeichnet wird. Dem Lebenden gibt sich hierbei eine eigentümliche Gefühlswahrnehmung kund, die in den Muskeln lokalisiert ist. Im intakten Körper ist der er-

müdete Muskel der „Erholung“ fähig, in geringerem Grade auch der ausgeschnittene. *Erholung.*

Über die „Unermüdbarkeit“ der Nerven vgl. § 245. 2. Das Nervenendorgan dagegen ist leichter ermüdbar als der Muskel (*Schenck*[123], *Wulff*[124]), nach *Santesson*[125] ist dies stets für starke Reize der Fall, während für schwache Reize das Nervenendorgan dem Muskel überlegen sein soll.

Ursache der Ermüdung: Ansammlung von Ermüdungsstoffen,

Die Ursache der Ermüdung ist eine doppelte: — 1. die Ansammlung von Umsatzprodukten, „Ermüdungsstoffen“, welche sich bei der Muskeltätigkeit bilden, im Muskelgewebe: die Milchsäure, die freie oder die in sauren Salzen gebundene Phosphorsäure (§ 215. II. 1), (? Glycerinphosphorsäure) und die CO_2 („Ermüdung“ im engeren Sinne, *Verworn*[126]). Hierfür spricht, daß der ermüdete Muskel wieder leistungsfähiger wird, wenn die Stoffwechselprodukte durch Hindurchleiten von indifferenter Kochsalzlösung oder von schwacher Natriumcarbonatlösung durch die Muskelgefäße hinweggespült werden (*J. Ranke*[127] 1863). Umgekehrt kann man einen leistungsfähigen Muskel schnell ermüden durch Injektion von verdünnter Phosphorsäure, von saurem phosphorsauren Kalium oder von gelöstem Fleischextrakt in seine Gefäße (*J. Ranke*[127]). Auch kann man ein Tier ermüden, wenn man ihm das Blut eines völlig ermüdeten transfundiert (*Mosso*[128]).

Verbrauch des Sauerstoffs und des Brennmaterials.

2. der Verbrauch des Sauerstoffs und des Brennmaterials des Muskels („Erschöpfung“, *Verworn*[126]). Die Ermüdung tritt um so schneller ein, je geringer die Sauerstoffzufuhr zum Muskel ist (*Fletcher*[129]), die Durchleitung arteriellen — [nicht venösen] — Blutes bewirkt Hebung der Ermüdung (*Ranke*[127], *Kronecker*[130]).

Erscheinungen in Zuckungsreihen:

Läßt man einen ausgeschnittenen Muskel durch regelmäßig aufeinander folgende Reize von gleicher Stärke (z. B. maximale Reize) eine Reihe von Zuckungen ausführen, so zeigen sich im Verlaufe der Reihe Änderungen sowohl in der Höhe, wie in der Dauer der Zuckungen. — 1. *Veränderungen der Zuckungshöhe.* Zunächst nimmt die Höhe der Zuckungen allmählich zu: Treppe (vgl. pag. 492); diese Erscheinung kann sich über eine große Zahl von Zuckungen (100 und mehr) erstrecken. Es folgt darauf ein Stadium, in welchem die Zuckungshöhe gleich bleibt: Plateau; daran schließt sich sodann der Ermüdungsabfall, indem die Zuckungshöhe anfangs schneller, später langsamer abnimmt. Verbindet man die Gipfel der einzelnen Zuckungen miteinander, so erhält man die Ermüdungskurve; dieselbe ist annähernd eine gerade Linie. Je schneller die Zuckungen einander folgen, um so bedeutender ist die Verminderung der Hubhöhe und umgekehrt. Der ausgeschnittene Muskel ist nach einer gewissen Zahl von Zuckungen bis zur Erschöpfung ermüdet. Hierbei ist es ohne Einfluß, ob die Reizungen in kurzen oder längeren Pausen aufeinander folgen (*Kronecker*[130]). — Analog verhält es sich auch für untermaximale Reize (*Tiegel*[131]).

Veränderungen der Zuckungshöhe.

Ermüdungskurve.

Veränderungen der Zuckungsdauer.

2. Veränderungen der Zuckungsdauer. — In einer Reihe aufeinander folgender Zuckungen kann die Zuckungsdauer allmählich zunehmen: es tritt eine Dehnung der Zuckung ein, die in geringerem Grade die Crescenten, in höherem Grade die Decrescenten betrifft und hier zu einem immer deutlicher werdenden Verkürzungsrückstand (vgl. pag. 491) führt. Diese Dehnung ist am deutlichsten ausgesprochen am Kaltblütermuskel bei Reizen, die in kurzen Intervallen (1,5 Sekunden)

aufeinander folgen; verlängert man das Reizintervall (6 Sekunden), so bleibt die Zuckungsdauer während zahlreicher Zuckungen nahezu erhalten. Beim Warmblütermuskel bleibt auch bei kurzem Reizintervall die Zuckungsdauer erhalten (*Rollett*[132]).

Einfluß der Temperatur. Nach *Lohmann*[133] kann die Verlängerung der Zuckungsdauer bei der Ermüdung des Froschmuskels allein durch Erwärmen auf etwa 34° vollkommen verhindert werden, starkes Abkühlen bewirkt umgekehrt eine Vergrößerung der Verlängerung der Zuckungsdauer. Der Warmblütermuskel ermüdet bei ungefähr 32° ohne Verlängerung der Zuckungsdauer; wird er aber auf 8—10° abgekühlt, so zeigt er ebenfalls Verlängerung der Zuckungsdauer bei der Ermüdung.

Wirkung von Erholungspausen. Schaltet man in eine Zuckungsreihe Erholungspausen ein, so ist die Wirkung derselben abhängig sowohl vom Ermüdungsstadium als auch von der Dauer der Erholungspause. Im Treppenteil der Zuckungsreihe wird durch eine Erholungspause eine Wiederholung der Treppe bewirkt. Während des Ermüdungsabfalls ist die auf eine mäßig lange Pause folgende Zuckung stets höher als die letzte vor derselben, nach langen Reizunterbrechungen dagegen zeigt sich statt dieser Erhöhung der Zuckungen eine Treppe. Mit der Änderung der Zuckungshöhe durch die Erholungspause verbindet sich eine Abkürzung der Zuckungsdauer, der Muskel erholt sich zu einer weniger gedehnten Zuckung (*Rollett*[132], *Jensen*[134]).

Wirkung der Massage. Wird der Muskel in der Ruhepause massiert, so bewirkt die Massage eine viel gründlichere Erholung als die Ruhepause ohne Massage (*Ruge*[135]).

Einfluß der Durchblutung. Wird der Muskel bei den Versuchen durchblutet, so tritt Ermüdung in derselben Zeit wie beim blutleeren Muskel nur dann ein, wenn die Reize in kurzen Intervallen auf einander folgen. Bei größerem Reizintervall ermüdet der durchblutete Muskel viel später als der blutleere und von einem gewissen Reizintervall an lassen sich beim durchbluteten Muskel lange Zeit hindurch überhaupt keine Ermüdungserscheinungen beobachten (*Taskinen*[136], *Gildemeister*[137]).

Sonstige Erscheinungen der Ermüdung. Der ermüdete Muskel bedarf zu gleicher Arbeitsleistung einer stärkeren Reizung als der frische. Der Muskel ermüdet eher in seiner Wärmebildung als in seiner Arbeitsleistung, der ermüdete Muskel arbeitet also sparsamer als der frische (vgl. pag. 507). Der ermüdete Muskel vermag große Belastung überhaupt nicht mehr zu heben, seine absolute Muskelkraft ist also vermindert. — Die Zeit der latenten Reizung ist im Ermüdungsstadium verlängert (pag. 490); die Geschwindigkeit der Fortleitung der Contraction und die Höhe der Contractionswelle ist verringert (§ 221). Bei willkürlicher Dauercontraction ist die Zahl der einzelnen Zuckungen, aus denen sich die Dauercontraction zusammensetzt, bei der Ermüdung verringert (pag. 498). — Der ermüdete Muskel ist weniger dehnbar. Wird der Muskel mit so starken Gewichten belastet, daß er sie bei eintretender Contraction gar nicht zu heben vermag (isometrischer Muskelakt), so ermüdet er dennoch, und zwar in noch höherem Grade, als wenn er die Last zu heben vermöchte (isotonischer Muskelakt) (*Leber*[138]). — Läßt man einen Muskel durch Reizung sich verkürzen, der gar kein Gewicht trägt, so wird er nur sehr allmählich ermüdet; bei höherer Belastung sind Treppe und Ermüdungsstadium auf viel weniger und niedrigere Glieder der Zuckungsreihe zusammengedrängt. — Ist der Muskel nur während der Contraction, nicht aber während der Wiederausdehnung belastet, so ermüdet er langsamer (*Heidenhain*[139]), als wenn er dauernd belastet ist, — ebenso,

wenn er sein Gewicht erst im Verlaufe seiner Zusammenziehung zu heben braucht, anstatt es sofort mit Beginn derselben zu heben. — Das Anhängen von Gewichten an den dauernd ruhenden Muskel ermüdet diesen nicht (*Harless*[140], *Leber*[138]).

Unterbindet man die Arterien bei Warmblütern, so tritt bei Reizung der Nerven schon nach 120—240 Zuckungen (in 2—4 Min.) völlige Ermüdung ein; direkte Muskelreizung vermag aber noch eine Reihe von Zuckungen zu bewirken. Die Ermüdungskurven sind in beiden Fällen gerade Linien.

Ermüdung der glatten Muskeln.

Die glatten Muskeln ermüden viel schneller als die quergestreiften. Sie zeigen dabei Abnahme der Hubhöhe und starke Dehnung des Präparates (jede folgende Contraction erhebt sich von einem tieferen Punkte als die vorhergehende), Abnahme der Contractionsdauer, Verlängerung der Latenz (*P. Schultz*[32]).

Wirkung verschiedener Substanzen auf die Ermüdung.

Schon relativ kleine Mengen Zucker (30 *g*) stärken die Muskelkraft (*U. Mosso*[128], *Prantner* u. *Stowasser*[141], *Schumburg*[142]), Kakao, Kaffee, Tee u. a. wirken hebend auf die Muskeltätigkeit (*Benedicenti*[143]). Alkohol befördert in kleinen Dosen anfänglich die Muskeltätigkeit, doch folgt darauf bald, bei größeren Dosen sofort Herabsetzung derselben (*Scheffer*[144], *Schnyder*[145], *Hellsten*[146], *H. Frey*[147], *Durig*[148] u. a.).

Ermüdungserscheinungen beim Menschen.

Am lebenden Menschen — untersuchten die Ermüdung *A. Mosso*[128] und *Maggiora*[149], indem sie durch die Flexoren des Mittelfingers (bei fixiertem Arme) ein Gewicht heben ließen („Ergograph"). Wird die Bewegung dabei willkürlich ausgeführt, so kommt außer der Ermüdung der Muskeln auch die der nervösen Centralorgane mit in Betracht. — *Mosso* fand, daß der direkt gereizte Muskel früher ermüdet, als der indirekt (vom Nerven aus) gereizte. Nur für mittlere Gewichte ist die Ermüdungskurve geradlinig, für kleinere ist sie S-förmig, für größere hyperbolisch. — Der bis zur Erschöpfung der Muskelkraft fortgesetzte tetanisierende elektrische Reiz läßt im Muskel noch einen Rest von Energie übrig, welcher von dem Willen ausgenutzt werden kann, und umgekehrt: der durch willkürliche Contraction schließlich erschöpfte Muskel kann noch, durch elektrische Reize veranlaßt, etwas Arbeit leisten. Wirken beide Erregungen unmittelbar hintereinander, so erschöpfen sie den Muskel völlig. — Geistige Anstrengung vermindert auffällig die Muskelkraft, ebenso Hunger, hohe Temperatur, zumal bei starker Luftfeuchtigkeit und Verminderung des Luftdruckes (*P. Lombard*[150]). — Stärkste Muskelcontraction durch den Willen kann nicht noch verstärkt werden durch starke, elektrische Reizung des motorischen Nerven. Im Gegenteil: wird der motorische Nerv bis zur Erzielung einer wenig starken Contraction elektrisch gereizt, so vermag der Wille nicht auf den Muskel noch stärker zu wirken (*Mosso*[128]). — Die Arbeit, welche ein schon ermüdeter Muskel ausführt, wirkt auf denselben viel erschöpfender als eine größere Arbeitsleistung, welche er ausgeruht vollendet. — Anämie bewirkt der Ermüdung ähnliche Symptome bis zur Contractionsunfähigkeit, Freigabe des Blutlaufs erfrischt den Muskel schnell. — Ermüdung der Beine (Märsche) beschleunigt die Ermüdung der Arme; — anhaltendes Wachen und Fasten fördert die Ermüdung; günstig gegen dieselbe wirkt die Massage (*Maggiora*[149]).

Wird ein Muskel durch Willkürbewegung völlig erschöpft und läßt man nun gleichwohl den Willen so auf ihn einwirken, als solle er sich zusammenziehen, so fängt er nach einer Zeit der Ruhe tatsächlich wieder an, sich zu contrahieren, bis er sich abermals erschöpft usf. (*P. Lombard*[150]).

Pathologisches: — In seltenen Fällen beobachtete man eine krankhaft gesteigerte Muskelermüdbarkeit (Myasthenie) ohne Muskelatrophie, Sensibilitäts- oder Reflexstörungen.

226. Protoplasma- und Flimmerbewegung.

Protoplasmabewegung.

1. **Protoplasmabewegung.** (*Engelmann*[151], *Jensen*[152]). — Bewegungen des Protoplasmas kommen im Tier- und Pflanzenreiche in mehrfacher Art vor; für den Körper der Wirbeltiere kommt nur die amöboide Bewegung in Betracht, die bei den Leukocyten des Blutes und der Lymphe beobachtet wird. (Vgl. pag. 47.) Sie besteht in einem sehr langsamen, abwechselnden Ausstrecken und Wiedereinziehen von Fortsätzen (Pseudopodien); die Wirkung ist entweder eine Fortbewegung der Zelle (Wanderzelle) oder eine Aufnahme kleinster Teilchen aus der Umgebung (Phagocyten). Die Bewegungen erfolgen bei Temperaturen zwischen 0 und 40°, oberhalb dieser Temperatur kommt die Bewegung zum Stillstande, da Wärmestarre des Protoplasmas eintritt. Bei dauerndem Fehlen von Sauerstoff hört schließlich die Bewegung auf, doch kann der Sauerstoff ziemlich lange entbehrt werden. Die Einwirkung von Reizen (elektrische, mechanische) hat Einziehung der Fortsätze zur Folge. Verdünnte Säuren und Alkalien regen die Bewegung vorübergehend an.

Chemotaxis.

Wirken Reize nur von einer Seite her ein, so kann dadurch eine bestimmte Richtung der Bewegung bedingt werden (Chemotaxis); auf diese Weise können die Wanderungen der Leukocyten nach bestimmten Orten hin erklärt werden (z. B. Anlockung der Leukocyten durch die Stoffwechselprodukte von Bakterien). Ebenso übt der galvanische Strom auf gewisse Amöben einen richtenden Einfluß aus (Galvanotaxis).

Galvanotaxis.

Flimmerbewegung.

2. **Flimmerbewegung.** (*Engelmann*[151], *Pütter*[153]). — Unter Flimmerbewegung versteht man die eigenartige Bewegung charakteristisch geformter Zellanhänge, die als Cilien oder Wimpern bezeichnet werden.

Bau der Flimmerzellen.

Die Cilien stellen sehr dünne Härchen dar (Dicke 0,0003 mm), die meist nach der Spitze zu etwas verjüngt auslaufen; sie sind doppelbrechend. Sie sind Ausläufer des Zellprotoplasmas; besitzt die Zelle eine Cuticula, so wird sie von den Cilien durchbohrt. Der Teil der Zelle, der direkt mit den Wimpern in Verbindung steht, weicht häufig in seinem Verhalten von dem übrigen Zellprotoplasma ab, er wird alsdann als Crusta bezeichnet. Von den Cilien können besondere Fortsätze in die Zelle hinein verlaufen, die sogenannten Wimperwurzeln, auch Verbindungen der Cilien mit dem Kern der Zelle kommen vor.

Vorkommen der Flimmerbewegung.

Flimmerzellen und Flimmerbewegung kommen im Tierreich weit verbreitet vor (auch im Pflanzenreiche). Im menschlichen Körper findet sich Flimmerepithel an den folgenden Stellen: auf der Schleimhaut des Respirationskanals und der angrenzenden Höhlen (Nase und Nebenhöhlen der Nase, Tränensack und Tränenkanal, Tuba Eustachii, Paukenhöhle, oberer Teil des Rachens, Kehlkopf von der Epiglottis an [nicht auf den wahren Stimmbändern], Trachea und Bronchien), — auf der Schleimhaut des Uterus und der Tuben, — im Zentralkanal des Rückenmarks und in den Hirnventrikeln.

Die Flimmerbewegung ist ein Hin- und Herschwingen der Cilien um ihren Ansatzpunkt an der Zelle, dabei kann die Cilie als Ganzes schwingen oder es kann auch noch eine schlängelnde Bewegung der Cilie hinzukommen. Die Cilien schwingen meist in einer auf der Oberfläche der Zelle senkrechten Ebene, bei den Protozoen kommen allerdings meist Bewegungen vor, die nicht in einer Ebene erfolgen (*Pütter*[154]). Jede Schwingung einer Cilie setzt sich aus einer langsameren „Rückschwingung“ und einer 5—6mal schnelleren (*Kraft*[155]) „Vorschwingung“ zusammen, der mechanische Effekt der Flimmerbewegung liegt natürlich in der Richtung der schneller erfolgenden Vorschwingung. Die Richtung des wirksamen Schlages ist bei den Metazoen immer dieselbe, bei den Protozoen dagegen kann sie auch umgekehrt werden. Ein wechselndes Aussetzen und Wiederbeginnen der Bewegung kommt bei niederen Tieren vor, bei den Wirbeltieren ist dagegen die Flimmerbewegung konstant.

Nach dem Tode des Tieres kann die Flimmerbewegung noch tagelang anhalten. Alle Cilien ein und derselben Zelle schlagen isochron, die Cilien benachbarter Zellen dagegen befinden sich in demselben Augenblick in verschiedenen Phasen der Bewegung; so kommt ein wellenförmiges Fortschreiten der Bewegung zustande. Es muß also eine Leitung der Erregung von Zelle zu Zelle stattfinden; Abtötung der flimmernden Zellen an einer bestimmten Stelle schwächt daher die Bewegung derjenigen Flimmerzellen, die in der Richtung der Bewegung an die getöteten Zellen anstoßen. Diese Fortleitung der Erregung ist aber nicht etwa auf den mechanischen Anstoß zurückzuführen, sie geht auch über abgekühlte Strecken hinweg, die in Ruhe bleiben (*Kraft*[155]). Die Flimmerzellen der exkretorischen Apparate flimmern stets nach außen (Atmungsapparat), die Flimmerzellen des Verdauungsapparates (z. B. beim Frosch) flimmern nach innen. Der normale Reiz für die Bewegung liegt in der Zelle selbst, meist sind die Cilien nur bewegungsfähig, solange sie in Verbindung mit der Zelle stehen; der Zellkern ist nicht für die Bewegung erforderlich, da auch kernlose Zellstücke zu flimmern imstande sind. Die untere Temperaturgrenze für die Bewegung liegt bei Kaltblütern bei 0°, bei Warmblütern zwischen 6 und 12°, die obere Grenze bei Kaltblütern bei 40, bei Warmblütern bei 45°; Erhöhung der Temperatur wirkt beschleunigend auf die Bewegung. Die Bewegung kann auch in Abwesenheit von Sauerstoff lange Zeit andauern. Künstliche Reize (elektrische, mechanische), ebenso Alkalien und Säuren wirken beschleunigend. Über die Wirkung chemischer Substanzen vgl. *Weinland*[156]. — Über die Bewegungen der Spermatozoen vgl. § 347.

Leitung der Erregung.

Literatur (§ 218—226).

1. *Fick:* P. A. **4**, 1871, 301. Mechan. Arbeit u. Wärmeentwickl. bei der Muskeltätigkeit. Leipzig 1882. Medizin. Physik. Braunschweig 1885. — 2. *Grützner:* P. A. **41**, 1887, 281. — 3. *Helmholtz:* A. A. P. 1850, 71, 276. 1852, 199. — 4. *Du Bois-Reymond:* Ann. d. Physik, Jubelband 1873, pag. 596. Gesammelte Abhandl. **1**, 271. — 5. *Pflüger:* Untersuch. über d. Physiologie d. Elektrotonus. Berlin 1859, pag. 106. — 6. *Klünder:* Unters. aus d. Kieler physiol. Instit. 1868, 107. — 7. *Gad:* A. P. 1879, 250. — 8. *Bernstein:* P. A. **67**, 1897, 207. — 9. *Place:* Nederl. Arch. v. Genees- en Natuurk. **3**, 1867, 177. Onderzoek. physiol. labor. Utrecht (2) **1**, 1867, 73. — 10. *Yeo:* J. o. P. **9**, 1888, 396. **10**, 1889, 149. — 11. *Tigerstedt:* A. P. 1885, Suppl., 111. — 12. *Durig:* P. A. **87**, 1901, 42. — 13. *Bernstein:* A. P. 1882, 329. — 14. *Boruttau:* A. P. 1892, 454. — 15. *Tiegel:* P. A. **13**, 1876, 71. — 16. *Hermann:* P. A. **13**, 1876, 369. — 17. *Santesson:* S. A. **1**, 1889, 3. **3**, 1892, 381. **4**, 1893, 46, 98, 135. — 18. *Wundt:* Die Lehre von d. Muskelbewegung. Braunschweig 1858. A. A. P. 1859, 549. — 19. *Fick:* Beitr. z. vergl. Physiol. Braunschweig 1863, 52. — 20. *Heidenhain:* Mechan. Leistung, Wärmeentwickl. u. Stoffumsatz bei d. Muskeltätigkeit. Leipzig 1864, 113. — 21. *v. Frey:* A. P. 1887, 195. — 22. *Gad* u. *Heymans:* A. P. 1890, Suppl., 59. — 23. *Clopatt:* S. A. **10**, 1900, 249. — 24. *Rollett:* S. W. A. **89**, 1884, 3. Abt. **98**, 1889, 3. Abt. — 25. *Grützner:* Bresl. ärztl. Zeitschr. 1883, Nr. 18. 1887, Nr. 1. *Bonhöffer:* P. A. **47**, 1890, 125. — 26. Zusammenfassende Darstellung: *Knoblauch:* Biolog. Centralbl. **28**, 1908, 468. — 27. *Rösner:* P. A. **81**, 1900, 105. — 27a. *Paucul:* A. P. 1904, 100. — 28. *Kries:* A. P. 1886, Suppl., 1. — 29. *Soltmann:* Jahrb. f. Kinderheilk. 1877. — 30. *Westphal.* Neurolog. Centralblatt 1886, 361. — 31. Zusammenfassende Darstellung: *Grützner:* E. P. **3**, 2, 1904, 12. *du Bois-Reymond:* Nagels Handbuch d. Physiologie **4**, 1907, 544. — 32. *P. Schultz:* A. P. 1895, 517. 1897, 307, 322. 1903, Suppl., 1. — 33. *Lewandowsky:* A. P. 1899, 352. — 34. *Sertoli:* A. i. B. **3**, 1883, 87. — 35. *Stewart:* A. J. P. **4**, 1900, 185. — 36. *Woodworth:* A. J. P. **3**, 1899, 26. — 36a. *Mislawsky:* Z. a. P. **6**, 1906, 1. — 37. *Kühne:* A. A. P. 1859, 244. 1860, 482. — 38. *Zenneck:* P. A. **76**, 1899, 21. Diss. Tübingen 1899. — 39. *Rossbach:* P. A. **13**, 1876, 617. —40. *Mostinsky:* A. P. P. **51**, 1904, 310. — 41. *R. Müller:* P. A. **125**, 1908, 173. — 42. *Langendorff:* A. P. 1891, 480. — 43. *Lyle:*

J. o. P. **26**, 1901, XXVI. — 44. *Santesson:* S. A. **14**, 1903, 1 u. 430. — 45. *Helmholtz:* Verh. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1854, 330. — 46. *Kronecker* u. *Hall:* A. P. 1879, Suppl., 11. — 47. *v. Frey:* A. P. 1887, 195. 1888, 213. Festschr. f. C. Ludwig. Leipzig 1887, 35. — 48. *Schenck:* P. A. **96**, 1903, 399. — 49. *v. Kries:* A. P. 1888, 537. — 50. *v. Kries* u. *Sewall:* A. P. 1881, 66. *Sewall:* J. o. P. **2**, 1879, 164. — 51. *Bohr:* A. P. 1882, 233. C. P. **7**, 1894, 613. — 52. *Kohnstamm:* A. P. 1893, 125. C. P. **7**, 1894, 615. — 53. *Goldscheider:* Z. k. M. **19**, 1891, 164. — 54. *Rossbach:* P. A. **15**, 1877, 1. — 55. *Wedensky:* P. A. **82**, 1900, 134. **100**, 1903, 1. — 56. *F. B. Hofmann:* P. A. **93**, 1903, 186. **95**, 1903, 484. **103**, 1904, 291. — 57. *Rollett:* P. A. **71**, 1898, 209. — 58. *Marey:* Annales des sciences naturelles (5) **12**, 1869, 49. — 59. *H. Landois:* Tierstimmen. Freiburg i. B. 1874, pag. 141. — 60. *Harris:* J. o. P. **17**, 1894, 315. — 61. *Piper:* P. A. **119**, 1907, 301. **129**, 1909, 145. Z. B. **50**, 1908, 393 u. 504. **52**, 1909, 86. **53**, 1910, 140. A. P. 1909, 491. 1910, 207. Elektrophysiologie menschl. Muskeln, Berlin 1912. — 62. *Burdon-Sanderson:* J. o. P. **18**, 1895, 117. **23**, 1898, 325. — 63. *Buchanan:* Quarterly journ. of experim. physiol. **1**. J. o. P. **27**, 1901. — 64. *Garten:* L. A. **26**, 330. Z. B. **52**, 1909, 534. **55**, 1910, 29. — 65. *Bernstein:* Über den Erregungsvorgang im Nerven- u. Muskelsystem. Heidelberg 1871. — 66. *v. Kries:* Verh. d. naturf. Ges. z. Freiburg. **8**, 2. — 67. *Schönlein:* A. P. 1882, 357. — 68. *Wlotzka:* Z. B. **53**, 1910, 12. — 69. *Einthoven:* P. A. **82**, 1900, 101. **89**, 1902, 547. — 70. *Aeby:* A. A. P. 1860, 253. Unters. über d. Fortpflanzungsgeschwind. d. Reizung in quergestreiften Muskelfasern. Braunschweig 1863. — 71. *Hermann:* P. A. **10**, 1874, 48. — 72. *Engelmann:* P. A. **66**, 1897, 574. — 73. *Bernstein* u. *Steiner:* A. A. P. 1875, 526. — 74. *Rollett:* P. A. **52**, 1892, 227. — 75. *Fredericq* u. *van de Velde:* Bull. de l'acad. royale de Belgique (2) **47**, 1897. C. r. **91**, 239. — 76. *Hermann:* P. A. **16**, 1878, 420. *Matthias:* P. A. **53**, 1893, 82. — 77. *Piper:* Z. B. **52**, 1909, 41. — 78. *Zuntz:* P. A. **68**, 1897, 191. — 79. *Zuntz, Lehmann, Hagemann:* Landwirtseh. Jahrb. **18**, 1889. — 80. *Katzenstein:* P. A. **49**, 1891, 330. — 81. *Fick:* Unters. aus d. physiol. Labor d. Züricher Hochschule. Wien, 1869, 5. — 82. *E. Weber:* Wagners Handwörterb. d. Physiol. **3**, 2, 1846, 84. — 83. *v. Kries:* A. P. 1880, 348. — 84. *Schwann:* Müllers Handb. d. Physiol. **2**, 1840, 59. *Hermann:* P. A. **4**, 1871, 195. — 85. *Rosenthal:* C. r. **64**, 1867, 1143. — 86. *Henke:* Z. r. M. (3) **24**, 1865, 247. **33**, 1868, 148. — 87. *Knorz:* Diss. Marburg 1865. — 88. *Koster:* Nederl. Arch. v. Genees- en Natuurk. **3**, 1867, 31. — 89. *Haughton:* P. R. S. **16**, 1867, 19. — 90. *Hermann:* P. A. **73**, 1898, 429. — 91. *Camerano:* A. i. B. **17**, 1892. **19**, 1893. — 92. *Feuerstein:* P. A. **43**, 1888, 347. — 93. *Fick:* S. W. A. **46**, 2. Abt., 1862, 350. **47**, 2. Abt., 1862, 79. **48**, 2. Abt., 1863, 220. Unters. über elektr. Nervenreizung. Braunschweig 1864. — 94. *Starke:* L. A. **16**, 1890, 1. — 95. *Fick:* Unters. über Muskelarbeit. Basel 1867. W. V. N. F. **3**, 1872, 254. Mechanische Arbeit u. Wärmeentwickl. bei der Muskeltätigk. Leipzig 1882. — 96. *Haycraft:* J. o. P. **23**, 1898, 1. — 97. *Quetelet:* Anthropometrie. 1870. Physique sociale **2**. — 98. Zusammenfassende Darstellung: *Frank:* E. P. **3**, 2, 1904, 348. — 99. *Bürker:* P. A. **80**, 1900, 533. **81**, 1900, 103, 399. **88**, 1902, 107. **109**, 1905, 217. **116**, 1907, 1. Tigerstedts Handbuch der physiologisehen Methodik. Leipzig 1908. — 100. *Helmholtz:* A. A. P. 1848, 144. — 101. *Heidenhain:* Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung u. Stoffumsatz bei d. Muskeltätigk. Leipzig 1864. — 102. *v. Ziemssen:* Die Elektrizität in d. Medizin. Berlin 1857, 16. — 103. *Meade-Smith:* A. P. 1884, 261. — 104. *Weizsäcker:* P. A. **141**, 457. — 105. *Fick:* Unters. aus d. physiol. Labor. d. Züricher Hochschule. Wien 1869. Beiträge z. Anat. u. Physiol. f. C. Ludwig. Leipzig 1874. P. A. **16**, 1878, 59. Mechanische Arbeit u. Wärmeentwickl. bei der Muskeltätigkeit. Leipzig 1882. Myothermische Untersuehungen. Wiesbaden 1889. — 106. *Nawalichin:* P. A. **14**, 1877, 293. — 107. *Fick:* P. A. **57**, 1894, 65. — 108. *v. Kries* u. *Metzner:* C. P. **6**, 1892, 33. — 109. *Danilewsky:* P. A. **30**, 1883. 175. **45**, 1889, 344. — 110. *Fick:* P. A. **16**, 1878, 59. **53**, 1893, 606. **54**, 1893, 313. — 111. *Engelmann:* Über den Ursprung d. Muskelkraft, 2. Aufl. Leipzig 1893. — 112. *Bernstein:* P. A. **85**, 1901, 271. **109**, 1905, 323. — 113. *Zuntz:* Die Kraftleistungen des Tierkörpers. Berlin 1908. Oppenheimers Handbuch der Biochemie. Jena 1911. **IV**, 1, 863. — 114. *Schenck* u. *Bradt:* P. A. **55**, 1894, 143. — 115. *Wollaston*: Philosoph. Transact. Roy. Soc. 1810. Gilberts Annalen **40**, 1812. — 116. *Helmholtz:* Monatsber. d. Berl. Akad. 1864, 307. A. A. P. 1864, 766. Verhandl. naturh. med. Verein in Heidelberg. **4**, 1868, 88. — 117. *Lovén:* A. P. 1881, 363. — 118. *Bernstein:* P. A. **11**, 1875, 191. — 119. *Stern:* P. A. **82**, 1900, 34. — 120. *Brünings:* P. A. **93**, 1903, 302. — 121. *Landois:* Mitteil. aus d. naturw. Verein von Neu-Vorpommern u. Rügen. **5**, 1874. — 122. *Mac William:* C. m. W. 1887, 657. — 123. *Schenck:* P. A. **79**, 1900, 333. — 124. *Wulff:* Diss. Würzburg 1896. — 125. *Santesson:* S. A. **5**, 1895, 394. **11**, 1901, 333. — 126. *Verworn:* Allgemeine Physiologie. 5. Aufl. Jena 1909, pag. 557. — 127. *Ranke:* A. A. P. 1863, 422. 1864, 320. C. m. W. 1865, 18, 577. Tetanus. Leipzig 1865, pag. 327. — 128. *Mosso:* A. P. 1890, 89. Die Ermüdung. Leipzig 1892. — 129. *Fletcher:* J. o. P. **28**, 1902, 474. — 130.

Kronecker: Monatsb. d. Berl. Akad. 1870, 629. L. B. 1871, 690. — 131. *Tiegel:* L. B. 1875, 81. — 132. *Rollett:* P. A. **71**, 1898, 209. C. P. **13**, 1900, 721. **14**, 1900, 435. — 133. *Lohmann:* P. A. **91**, 1902, 338. **92**, 1902, 387. — 134. *Jensen:* P. A. **86**, 1901, 47. — 135. *Ruge:* A. P. 1901, 466. — 136. *Taskinen:* S. A. **23**, 1910, 1. — 137. *Gildemeister:* P. A. **135**, 1911, 366. — 138. *Leber:* Z. r. M. (3) **18**, 1863, 262. — 139. *Heidenhain:* P. A. 2, 1869, 423. — 140. *Harless:* Sitz.-Ber. d. bayr. Akad. 1861, 43. — 141. *Prantner* u. *Stowasser:* C. i. M. **20**, 1898, 169. — 142. *Schumburg:* Zeitschr. f. diät. u. physik. Therapie, **2**, 1899, Heft 3. — 143. *Benedicenti:* M. U. **16**, 1896, 170. — 144. *Scheffer:* A. P. P. **44**, 1900, 24. — 145. *Schnyder:* P. A. **93**, 1903, 451. — 146. *Hellsten:* Diss. Leipzig 1904. S. A. **16**, 1904, 139. — 147. *H. Frey:* Alkohol und Muskelermüdung. Leipzig u. Wien 1903. — 148. *Durig:* P. A. **113**, 1906, 341. — 149. *Maggiora:* A. P. 1890, 191 u. 342. — 150. *Lombard:* Americ. journ. of Psychol. Jan. 1890. — 151. *Engelmann:* Hermanns Handb. d. Physiol. **I**, 1, 1879, 343. — 152. *Jensen:* E. P. **I**, 2, 1902, 1. — 153. *Pütter:* E. P. **II**, 2, 1903, 1. — 154. *Pütter:* A. P. 1900, Suppl., 243. — 155. *Kraft:* P. A. **47**, 1890, 196. — 156. *Weinland:* P. A. **58**, 1894, 105.

227. Mechanik der Knochen und ihrer Verbindungen.[1]

Innere Architektur der Knochen.

Die **Knochen** — zeigen in der Spongiosa eine innere Architektur, die aus senkrecht aufeinander gerichteten Druck- und Zugbälkchen genau nach Maßgabe derjenigen Linien zusammengesetzt ist, welche die graphische Statik zur Darstellung der Kräfte in belasteten Balken von der gegebenen Form konstruiert. Sie ist daher der Aufgabe des Knochens so vollkommen angepaßt, daß sie die größte Leistungsfähigkeit als Stützapparat mit dem geringsten Materialaufwand verbindet (*H. v. Meyer*[2], *Jul. Wolff*[3]). Bei veränderter Beanspruchung (z. B. nach pathologischer Veränderung der Form des Knochens) ändert sich auch die Knochenstruktur im Sinne einer Anpassung an die veränderten Verhältnisse.

Gelenke.

I. Die **Gelenke** — sind mit einer Schicht hyalinen Knorpels überzogen, welche vermöge ihrer Elastizität die auf die Knochen übertragenen Erschütterungen zu mäßigen vermag; die Knorpelüberzüge sind da am dicksten, wo sie dem stärksten Druck ausgesetzt sind. Die Oberfläche der Gelenkknorpel ist glatt und ermöglicht so die gleitende Bewegung der Flächen gegeneinander. An der äußeren Grenzlinie der Knorpel entspringt die Gelenkkapsel, welche als ein Sack die knorpeligen Enden einschließt. Im Innern ist die Kapsel von der Synovialmembran überzogen, welche die klebrig-schlüpfrige Synovia absondert, die eine geschmeidige Bewegung der Flächen wesentlich erleichtert. Die äußere Fläche der Gelenkkapsel ist vielfältig mit fibrösen Bändern belegt, die teils als Verstärkungs-, teils als Hemmungsbänder funktionieren. Zu den Hemmungsvorrichtungen an den Gelenken gehören auch die „Knochenausschläge", z. B. der Processus coronoideus ulnae, der die Flexion des Vorderarmes nur bis zur spitzwinkligen Beugung zuläßt, ferner das Olecranon, welches die Hyperextension im Ellbogengelenk verhindert. Eine sehr wichtige Rolle bei der Hemmung der Gelenkbewegungen haben schließlich die Muskeln (vgl. pag. 520). — Das dauernde Zusammenhalten der Gelenkflächen wird bedingt — 1. durch die Adhäsion der mit der Synovia aufeinander geriebenen, glatten Knorpelflächen, — 2. durch die äußeren Kapselbänder, — 3. durch die elastische Spannung und die Contraction der Muskeln, — 4. durch den Luftdruck (vgl. pag. 527).

Nach dem Bewegungsmodus kann man folgende Arten der Gelenke unterscheiden:

Einachsige Gelenke. Das Scharniergelenk.

1. Gelenke mit Drehbewegung um eine Achse. — a) Das Scharniergelenk (Ginglymus). Die eine Gelenkfläche stellt einen Abschnitt eines Cylinders oder Kegels dar, auf welcher die andere mit entsprechender Höhlung nur um eine Achse (die des Cylinders oder Kegels) bei der Beugung oder Streckung im Gelenke sich bewegt. Beispiele: Die Finger- und Zehengelenke. Stets finden sich seitlich starke Hilfsbänder, die ein seitliches Einknicken des Gelenkes verhindern. Eine Modifikation des Scharniergelenkes ist das Schrauben-Scharniergelenk. Hierher gehört das Humero-Ulnargelenk: streng genommen findet nämlich nicht einfache Beugung und Streckung im Ellenbogengelenke statt, sondern es schraubt sich die Ulna auf der Rotula humeri wie eine Schraubenmutter auf der Schraubenachse (vgl. *Hultkranz*[4]); — am rechten Humerus ist die Schraube rechts gewunden, am linken links.

Das Schrauben-scharniergelenk.

Das Drehgelenk. Auch das Sprunggelenk gehört hierher: die Schraubenmutter ist die Tibialfläche; das rechte Gelenk gleicht einer linksgewundenen Schraube, das linke umgekehrt. — b) das Drehgelenk (Rotatio), mit cylindrischer Gelenkform; z. B. das Gelenk zwischen Atlas nnd dem die Drehachse enthaltenden Dens epistrophei. — Das Pronations- und Supinationsgelenk (im Ellenbogengelenke) hat seine Drehachse von der Mitte der Fovea patellaris des Radiusköpfchens bis zum Processus styloideus ulnae. An der Bildung dieses Gelenkes nehmen zwei Gelenke teil: oben die Gelenkverbindung zwischen der Circumferentia articularis des Radiusköpfchens und dem entsprechenden oberen Ulna-Ausschnitt und unten das Gelenk zwischen Capitulum ulnae und dem seitlichen unteren halbmondförmigen Radius-Ausschnitt.

Das Spiralgelenk. 2. Gelenke mit Bewegung auf spiraliger Gelenkfläche (Spiralgelenke). — Hierher gehört vor allen das Kniegelenk (*Langer*[5]). Die von vorn nach hinten gewölbten Kondylen des Femur zeigen im sagittalen Schnitte ihrer Gelenkfläche eine Spirale, deren Mittelpunkt mehr im hinteren Teile des Kondylus liegt und deren Radius vector von hinten nach unten und vorn zunimmt. Das Gelenk gestattet zunächst Flexion und Extension. Die starken beiderseitigen Ligamenta lateralia entspringen an den Kondylen des Femur, entsprechend dem Mittelpunkte der Spirale und inserieren sich am Capitulum fibulae, bezichungsweise am Condylus internus tibiae. Bei starker Flexion im Kniegelenk sind die Seitenbänder erschlafft und daher der Unterschenkel gegen den Oberschenkel beweglich (s. unten); bei zunehmender Streckung spannen sie sich an und sichern in der stärksten Extension als völlig gespannte Stränge die seitliche Fixation im Kniegelenke. Entsprechend der spiraligen Gestalt der Gelenkflächen geschieht Beugung und Streckung nicht um eine Achse, sondern die Achse rückt stets mit den Berührungspunkten fort: die Achse legt einen Weg zurück, der ebenfalls eine Spirale ist. Stärkste Beugung und Streckung umfassen ungefähr 145°. Die Streck- und Beugebewegung im Knie ist aber noch dadurch kompliziert, daß mit derselben regelmäßig unwillkürlich eine Rollung des Unterschenkels (Pronation resp. Supination) verbunden ist (*Braune* u. *Fischer*[6]). Beim Übergang von der Streck- in die Beugestellung findet zunächst eine Einwärtsrollung (Pronation) statt, welche bei einer Beugung von 20° einen Wert von 6° erreicht; bei weiterer Beugung tritt dann Auswärtsrollung (Supination) ein, welche bei 90° Beugung wieder 6° beträgt, so daß die vorhergegangene Einwärtsrollung nun wieder ausgeglichen ist. — Willkürlich kann in der Beugestellung der Unterschenkel einwärts und auswärts gerollt werden, nach beiden Seiten ungefähr gleich weit; der gesamte Umfang der Bewegung beträgt etwa 25° (*R. du Bois-Reymond*[7]); in der Streckstellung dagegen (s. oben) ist der Unterschenkel nicht beweglich.

Zweiachsige Gelenke. 3. Gelenke mit Drehbewegung um zwei Achsen. — a) Die Gelenke besitzen in den zwei senkrecht sich schneidenden Achsen eine verschieden starke, aber im gleichen Sinne verlaufende Krümmung: z. B. das Atlanto-Occipital-Gelenk oder das Handgelenk, in denen also sowohl Beugung und Streckung, als auch seitliche Neigung möglich ist. — b) Die Gelenke besitzen eine, in den beiden sich senkrecht schneidenden Achsen in ungleichem Sinne verlaufende Krümmungsfläche. Hierher gehört das Sattelgelenk, dessen Fläche in der Richtung der einen Achse konkav, in der der anderen konvex ist, z. B. das Gelenk zwischen

Os multangulum majus und dem Metacarpus pollicis. Die Hauptbewegung ist hier: 1. Beugung und Streckung; — 2. Abduction und Adduction. Weiterhin ist in beschränkter Weise noch in allen anderen Richtungen eine Bewegung möglich, so daß vom Daumen ein kegelförmiger Raum umschrieben werden kann. Hierdurch ähnelt das Sattelgelenk einer beschränkten Arthrodie.

Dreiachsige Gelenke.

4. Gelenke mit Drehung um einen festen Punkt; — es sind dies die frei beweglichen Kugelgelenke (Arthrodie). Die Bewegung ist um unendlich viele Achsen möglich, welche sämtlich im Drehpunkte sich schneiden. Die eine Gelenkfläche hat annähernd Kugelform, die andere die einer Hohlkugel. Als Typen dieser Gelenke gelten das Schulter- und Hüftgelenk. Man kann auch statt der vielen Achsen, um welche die Bewegung möglich ist, drei sich rechtwinklig im Raume schneidende substituieren. Deshalb hat man diese Gelenke auch dreiachsige genannt. Die Bewegungen können nun erfolgen: — 1. als pendelnde Bewegung in jeder beliebigen Ebene, — 2. als Rotation um die Längsachse der Extremität und — 3. als Umschreibung des Mantels eines Kegels, dessen Spitze im Drehpunkte des Gelenkes liegt und dessen Mantelfläche von der Extremität selbst umschrieben wird.

Beschränkte Arthrodien.

Als beschränkte Arthrodien — bezeichnet man kugelige Gelenke mit beschränkteren Exkursionsweiten der Bewegung, denen überdies noch die Rotation um die Längsachse abgeht. Hierher gehören z. B. die Metacarpo-Phalangeal-Gelenke.

Straffe Gelenke.

5. Straffe Gelenke — (Amphiarthrosis) sind charakterisiert durch ihre zwar nach allen Richtungen hin möglichen, aber sehr unergiebigen Bewegungen, infolge der sehr kurzen und unnachgiebigen äußeren Gelenkbänder. Die Gelenkflächen, beide meist gleich groß, weichen nur wenig von der Ebene ab. Beispiele liefern die Verbindungen der Hand- und Fußwurzelknochen untereinander.

Symphysen.

II. Die Symphysen, — Synchondrosen — und Syndesmosen, welche Zusammenfügungen der Knochen ohne Bildung einer Gelenkhöhle darstellen, sind zwar nach allen Richtungen, aber nur äußerst wenig beweglich. Sie stehen also physiologisch den Amphiarthrosen sehr nahe.

Nähte.

III. Die Nähte — (Suturae) fügen die Knochen ohne jegliche Beweglichkeit zusammen. Die physiologische Bedeutung der Naht liegt darin, daß an ihren Rändern die Knochen zu wachsen vermögen, daß also der von den Knochen umschlossene Hohlraum sich ausdehnen kann.

228. Anordnung und Verwendung der Muskeln im Körper.

Von der Gesamtmasse des Körpers sind 45% Muskelsubstanz. Die Muskulatur der rechten Körperseite ist schwerer als die der linken (*Ed. Weber*[8]).

A. Muskeln ohne bestimmten Ursprung und Ansatz.

Die Hohlmuskeln.

1. Die Hohlmuskeln, — entweder kugelige, eiförmige, unregelmäßige Hohlräume umschließend (Harn-, Samen-, Gallenblase, Uterus, Herz), — oder die Wandungen mehr oder weniger cylindrischer Kanäle darstellend (Intestinaltractus, muskulöse Drüsengänge, Ureteren, Tuben, Vasa deferentia, Blut- und Lymphgefäße). Die Muskelfasern sind dabei häufig in mehreren Lagen angeordnet, z. B. in longitudinalen, circulären und schrägen Zügen. Bei der Tätigkeit wirken stets alle Schichten durch ihre Contraction im Sinne einer Verkleinerung des gesamten Innenraumes. Es ist nicht zutreffend, den verschiedenen Schichten verschiedene mechanische Einzeleffekte zuzuschreiben, z. B. in der Weise,

daß die circulären Fasern am Darme das Rohr verengern, die longitudinalen dagegen es erweitern sollten. Vielmehr wirken beide zugleich verkleinernd auf den Binnenraum, nämlich verengend und verkürzend.

Die Sphincteren. 2. Die Sphincteren — umgürten eine Öffnung oder einen kurzen Kanal, die sie bei ihrer Aktion entweder verengern oder fest versehließen: Sph. pupillae, palpebrarum, oris, pylori, ani, eunni, urethrae.

B. Muskeln mit bestimmtem Ursprung und Ansatz.

Muskeln mit festem Ursprung und beweglichem Ansatz. 1. Der Ursprung ist bei der Wirkung des Muskels völlig fix; — der Verlauf der Muskelfasern bis zum Ansatz gestattet es, daß bei der Contraction der Ansatz in gerader Linie sich dem Ursprung nähert (z. B. Mm. attollens, attrahens und retrahentes aurieulae; rhomboidei). — Bei einigen dieser Muskeln verliert sich der Ansatz in ein Weichgebilde, welches alsdann dem Zuge folgt (z. B. Mm. azygos uvulae, levator palati mollis, die meisten der von Knochen entspringenden und in die Haut sich ansetzenden Gesichtsmuskeln, Mm. styloglossus, stylopharyngeus u. a.).

Muskeln mit beweglichem Ursprung und Ansatz. 2. Ursprung und Ansatz sind beide beweglich. — In diesem Falle verhalten sich die Bewegungen beider Punkte umgekehrt, wie die Widerstände, welche bei der Bewegung derselben zu überwinden sind. Dabei ist zu berücksichtigen, daß diese Widerstände oft willkürlich, bald am Ursprunge, bald am Ansatze vergrößert werden können. So wirkt z. B. der M. sternocleido-mastoideus bald den Kopf drehend und neigend, bald (bei fixiertem Kopfe) als Brustkorb-Erheber, der M. pectoralis minor bald als Ein- und Abwärtszieher der Schulter, bald (bei Fixierung der Schulter) als Heber der 3.—5. Rippe (pag. 180).

Muskeln mit gebogenem Verlaufe. 3. Manche in ihrem Ursprung völlig fixe Muskeln erleiden im weiteren Verlaufe ihrer Fasern oder ihrer Sehnen Abweichungen aus der geraden Richtung, sei es in leichter Biegung (z. B. Mm. occipitalis, frontalis, levator palpebrae superioris), oder in winkliger Umbiegung der Sehne um einen festen Vorsprung, wobei der Muskelzug eine völlig andere Richtung erfährt, nämlich so, als wirke der Muskel von diesem Vorsprung aus direkt auf seinen Ansatz (z. B. Mm. obliquus oculi superior, tensor tympani, tensor veli palatini, obturator internus).

Winkelig abweichende Richtung.

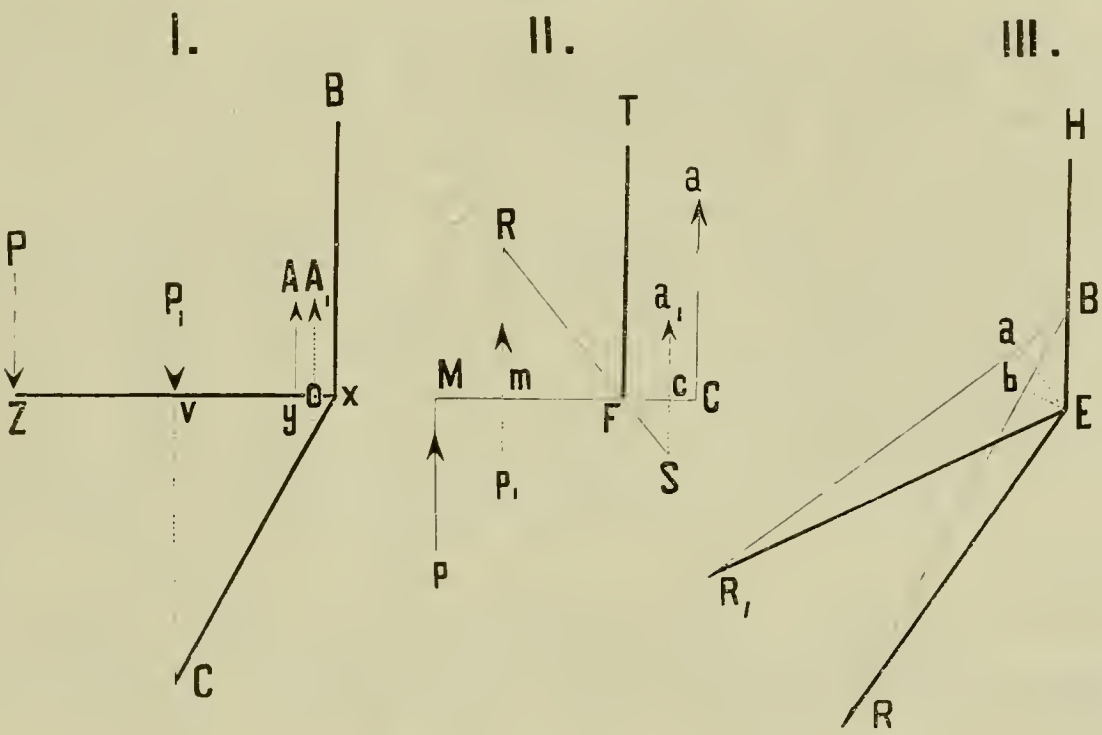
Wirkung der Muskeln auf die Knochen als einarmige Hebel. 4. Viele Muskeln der Extremitäten wirken auf die langen Knochen wie auf Hebel, und zwar: — a) auf einarmige Hebel, bei denen also der Ansatz des Muskels und der Belastungspunkt auf derselben Seite des Drehpunktes liegen, z. B. Mm. biceps, deltoideus. Der Angriffspunkt des Muskels liegt hierbei oft sehr nahe dem Drehpunkte; hierdurch wird bei der Contraction des Muskels die Schnelligkeit der Bewegung am Ende des Hebelarmes sehr vergrößert (z. B. hat die Hand beim Wurf eine Bewegung bis über 22 *m* in 1 Sekunde), aber an Kraft wird hierdureh eingebüßt. Die Anordnung hat jedoeh den Vorteil, daß bei der, somit nur geringeren Verkürzung des Muskels seine Kraft weniger verkleinert wird, was bei bedeutender Verkürzung der Fall sein müßte (§ 222. I. 3). — b) Die Muskeln wirken auf die Knochen wie auf zweiarmige Hebel, bei denen der Angriffspunkt der Kraft (Muskelansatz) auf der anderen Seite des Drehpunktes liegt, als der Angriffspunkt der Last: z. B. M. triceps, die Wadenmuskeln.

Wirkung auf zweiarmige Hebel.

Die Kraft, mit welcher ein Muskel bei der Contraction bewegend auf den Knochen wirkt, ergibt sich nach den Hebelgesetzen. Die Wirkung einer Kraft oder Last auf einen Hebel wird ausgedrückt durch das statische resp. Drehungsmoment der Kraft oder Last: das Produkt aus der Größe der Kraft oder Last und dem senkrechten Abstand

ihrer Richtung vom Drehpunkte des Hebels. Wirkt auf einen Hebel eine Kraft und eine Last ein, so ist Gleichgewicht vorhanden, wenn die statischen Momente der Kraft und der Last gleich sind oder wenn sich Kraft und Last umgekehrt verhalten, wie ihre senkrechten Entfernungen vom Drehpunkte. Wird ein Knochen durch einen Muskel bewegt, so ändert sich bei den verschiedenen Stellungen des Knochens auch die Richtung des Muskelzuges zu demselben und damit der Abstand vom Gelenk: die Kraft, mit welcher der Muskel auf den Knochen einwirkt, wird daher je nach der Stellung desselben verschieden groß sein. In Fig. 145. *I* sei $B\,x$ der Humerus, $x\,Z$ der Radius, $A\,y$ die Richtung des Bicepszuges. In dieser Stellung würde das statische Moment, mit welchem der Biceps auf den Radius wirkt, gleich sein dem Produkt aus der Größe des Bicepszuges A und der senkrechten Entfernung der Richtung des Bicepszuges vom Drehpunkt $y\,x$; also $= A\,.\,y\,x$. Befindet sich dagegen der Radius in der Stellung $x\,C$, so ist die Richtung des Bicepszuges jetzt $A_{,}\,o$, ihre Entfernung vom Drehpunkt $o\,x$, die Größe derselben sei $A_{,}$, also das statische Moment $A_{,}\,.\,o\,x$. Nimmt man die Kraft des Biceps A stets als gleich an (was in Wirklichkeit allerdings nicht zutrifft, da mit zunehmender Verkürzung die weitere Verkürzungskraft des Muskels immer mehr abnimmt, vgl. § 222. I, 3), so wäre offenbar $A\,.\,y\,x > A_{,}\,.\,o\,x$; d. h. die Kraft, mit der der Muskel bewegend auf den Knochen wirkt, wäre am größten, wenn die Richtung des Muskelzuges senkrecht auf der Riehtung des Knochens steht, dagegen um so kleiner, je mehr sich

Fig. 145.



Schemata der Wirkung der Muskeln auf die Knochen.

die Richtung des Muskelzuges der des Knochens nähert. Wirkte auf das Ende des Radius eine Last P, so würde Gleichgewicht vorhanden sein, wenn $P\,.\,x\,Z = A\,.\,y\,x$. resp. für die Richtung des Radius $x\,C$, wenn $P_{,}\,.\,v\,x = A_{,}\,.\,o\,x$. — Dasselbe für den zweiarmigen Hebel zeigt Fig. 145. *II*. Es sei $F\,T$ die Tibia, F das Fußgelenk, $M\,C$ der Fuß in horizontaler Stellung, die Kraft der Wadenmuskeln $= a$. Dann ist bei der horizontalen Stellung des Fußes das statische Moment für den Muskelzug der Wadenmuskeln $a\,.\,F\,C$; in der Stellung $R\,S$ des Fußes dagegen $a_{,}\,.\,F\,c$. Wirkt auf die Spitze des Fußes eine Last p resp. $p_{,}$, so würde Gleichgewicht bestehen, wenn $p\,.\,M\,F = a\,.\,F\,C$, resp. für die andere Stellung des Fußes, wenn $p_{,}\,.\,m\,F = a_{,}\,.\,F\,c$ wäre. — Fig. *III* zeigt die Verhältnisse für einen Muskel, der über den Winkel eines Scharniergelenkes gespannt ist; $H\,E$ sei der Humerus, E das Ellbogengelenk, $E\,R$ resp. $E\,R_{,}$ der Radius in verschiedenen Stellungen, $B\,R$ der M. braehioradialis, A die Kraft des Muskels. Dann ist das statische Moment in der Stellung des Radius $E\,R = A\,.\,b\,E$; in der Stellung $E\,R_{,}$ dagegen $A\,.\,a\,E$. Auch hier ist zu berücksichtigen, daß die Kraft A des Muskels nicht stets gleich ist, sondern mit zunehmender Verkürzung ($B\,R_{,} < B\,R$) abnimmt; diese Abnahme der Kraft wird also in gewissem Maße kompensiert durch die Vergrößerung der Entfernung der Richtung des Muskelzuges vom Drehpunkte.

Muskeln mit doppeltem Bewegungseffekt.

5. Manche Muskeln haben einen doppelten Bewegungseffekt, — welchen sie für gewöhnlich kombiniert zur Ausführung bringen; z. B. der M. biceps brachii ist Flexor und Supinator des Vorderarmes. Hindert man durch andere Muskeln, daß eine dieser Bewegungen ausgeführt wird, so beteiligt sich der Muskel auch nicht bei Ausführung der anderen.

Beispiele: — Proniert man stark den Vorderarm und bewegt ihn in dieser Stellung, so bleibt der Biceps unbeteiligt; oder bei straff gestrecktem Ellbogen supiniert nur der M. supinator brevis, nicht der Biceps. — Ein anderes Beispiel liefern die Kaumuskeln. Der M. masseter hebt den Unterkiefer und zieht ihn zugleich nach vorn. Wird der gesenkte Kiefer jedoch sehr stark rückwärts gezogen gehalten, so beteiligt sich an der nun erfolgenden Hebung des Kiefers der Masseter nicht. — Der M. temporalis hebt den Kiefer und zieht ihn zugleich rückwärts. Wird der gesenkte Kiefer in stark vorgezogener Stellung gehoben, so beteiligt sich der M. temporalis nicht an der Hebung (§ 101a). — Erst bei stärkster Anstrengung, oder wenn durch andere mechanische Ursachen auf die Stellung der Knochen besonders eingewirkt wird, vollführen die Muskeln dieser Gruppe auch diesen einseitigen Bewegungseffekt. — Interessante analoge Verhältnisse bieten auch die Flexoren des Unterschenkels.

Ein eingelenkiger Muskel wirkt nicht nur auf das Gelenk, über welches er hinwegzieht, sondern kann auch Bewegungen in den Nachbargelenken hervorbringen, und zwar bewirkt er in einem Nachbargelenk in der Regel die entgegengesetzte Drehung als in demjenigen Gelenke, über welches er hinweggeht. Es bewirkt z. B. der M. brachialis internus außer der Beugung im Ellenbogengelenk eine Rückwärtsstreckung im Schultergelenk (*O. Fischer*[9]).

Zwei- oder vielgelenkige Muskeln.

6. Zwei- oder vielgelenkige Muskeln — nennt man diejenigen, welche ihren Verlauf vom Ursprung bis zum Ansatz über 2 oder mehrere Gelenke hinweg nehmen. Bei ihnen erleidet entweder die Richtung der Sehnen in gewissen Stellungen einen von der geraden Richtung abweichenden Verlauf, wie z. B. die der Extensoren und Flexoren der Finger und Zehen bei Beugung der letzteren, — oder die Richtung bleibt stets eine Gerade, z. B. beim M. gastrocnemius. Die Muskeln dieser Gruppe bieten noch folgende eigenartige Verhältnisse

Aktive Insuffizienz.

dar: — a) die Erscheinung der sogenannten aktiven Insuffizienz (*Hueter*[10], *Henke*[11]). Werden durch Stellungen der Gelenke, über welche der Muskel hinwegläuft, dessen Ursprung und Ansatz zu sehr genähert, so kann es hierdurch kommen, daß der Muskel sich so sehr zusammenziehen müßte, bevor er zur Wirkung kommt, daß von demjenigen Verkürzungsgrade an, von dem er erst wirksam sein könnte, eine fernere aktive Verkürzung nicht mehr möglich ist: z. B. kann bei spitzwinkliger Kniestellung der M. gastrocnemius eine Plantarflexion des Fußes überhaupt nicht mehr vollführen; den Zug an der Achillessehne vollzieht

Passive Insuffizienz.

allein der M. solcus; — b) die passive Insuffizienz (*Hueter*[10], *Henke*[11]). Es kann bei gewissen Gelenkstellungen ein Muskel bereits so sehr gedehnt und gespannt sein, daß er von dieser Stellung aus gewisse Bewegungen anderer Muskeln wie ein straffer, behindernder Zügel hemmend beschränkt: z. B. ist der M. gastrocnemius zu kurz, um bei Streckung im Knie die höchste Dorsalflexion des Fußes zu gestatten. — Die vom Tuber ischii entspringenden, langen Beuger des Unterschenkels sind zu kurz, um bei spitzwinkliger Beugung im Hüftgelenk volle Streckung im Kniegelenk zu gestatten. — Die Strecksehnen der Finger sind zu kurz, um bei stärkster Beugung im Handgelenk noch dazu stärkste Beugung der Fingerglieder zuzulassen.

Bewegung der zwischenliegenden Knochen.

Die Bewegungen, welche durch zwei- (und mehr-) gelenkige Muskeln hervorgebracht werden können, gestalten sich sehr kompliziert, da der Muskelzug, indem er auf die Ansatzpunkte wirkt, gleichzeitig den mittleren Knochen bewegen kann. So zeigt z. B. der herabhängende Arm, daß, wenn der Unterarm im Ellbogengelenk bewegt wird, auch der Oberarm eine Ortsveränderung erfährt: der lange Kopf des Biceps strebt zwischen Streckstellung und rechtwinkliger Stellung im Ellbogengelenk den Oberarm nach rückwärts zu drehen, — in der Stellung stärkerer Beugung jedoch nach vorwärts. Durch die Bewegung des mittleren

Knochens werden aber die Gelenkpunkte verschoben; die Knochen werden sich also nicht um feste Punkte drehen, sondern der Drehpunkt kann sich während der Bewegung ändern. Die Drehungen, die ein zweigelenkiger Muskel an den drei Gliedern einer zweigelenkigen Knochenreihe hervorbringen kann, sind von *O. Fischer*[12] eingehend studiert worden.

Die Mitbewegung des mittleren Knochens beeinträchtigt die Stärke der Hauptbewegung und umgekehrt fällt die Hauptwirkung am stärksten aus, wenn jene Mitbewegung gehemmt wird. Die Muskeln, welche diese Hemmung ausführen, nennt *H. E. Hering*[13] „Pseudoantagonisten". Unwillkürlich wirken bei jeder Bewegung die letzteren mit, um die Mitbewegung einzuschränken.

Synergeten.

Synergeten — nennt man solche Muskeln, welche gemeinsam einem gewissen Bewegungsmodus dienen: z. B. die Flexoren des Unterschenkels, die Wadenmuskeln u. a. Auch die Bauchmuskeln mit Inbegriff des Zwerchfelles als Verkleinerer des Bauchraumes (bei der Bauchpresse), — ferner die Inspiratoren oder die Exspiratoren können als Synergeten betrachtet werden.

Antagonisten.

Antagonisten — heißen solche Muskeln, welche in ihrer Tätigkeit die entgegengesetzte Wirkung haben. So sind Antagonisten: — Beuger und Streeker, — Pronatoren und Supinatoren, — Adductoren und Abductoren, — Levatoren und Depressoren, — Sphineteren und Dilatatoren, — Inspiratoren und Exspiratoren.

Unwillkürlich gewählte Anfangsstellungen der Muskeln bei den Bewegungen.

Unwillkürlich pflegen wir, wenn es sich darum handelt, die größte Kraftleistung eines Muskels zu vollbringen, diesen vorher in den Zustand möglichster Dehnung zu versetzen („Ausholen"), da von dieser aus tatsächlich der Muskel der größten Kraftentfaltung fähig ist [§ 222. I. 3]. Umgekehrt wird bei zarten, möglichst kraftlosen Bewegungen eine Stellung gewählt, in welcher der betreffende Muskel sich bereits in größerer Verkürzung befindet.

229. Turnen, Heilgymnastik, Massage.

Pathologische Abweichungen der Bewegungsfunktionen.

Turnen.

Die systematische Tätigkeit der Muskeln, wie sie im Turnen geübt wird, vergrößert die Muskelmasse und befähigt sie zu größerer Leistung; daneben wird das Fett im Körper mehr verbraucht. Mit der Vermehrung der Muskelmasse steigt die Blutmenge und zugleich werden die Knochen, Sehnen und Bänder widerstandsfähiger. Da im tätigen Muskel die Circulation sehr vergrößert ist, so folgt aus dem Turnen eine allgemeine Hebung des Kreislaufes und der Herztätigkeit, wodurch bei Menschen, die (meist bei sitzender Lebensweise) an Blutstockungen in den Abdominalorganen leiden (Hämorrhoiden u. dgl.), günstig auf die Säftebewegung eingewirkt wird. Da ferner der tätige Muskel viel O verbraucht und reichlich CO_2 produziert, so wird die Atmung durch das Turnen lebhaft angeregt. Die gesamte Steigerung des Stoffwechsels gibt das Gefühl des Wohlseins und der Kraft, beschränkt krankhafte Reizung und Tendenz zur Ermüdung.

Schwedische Heilgymnastik.

Durch die schwedische Heilgymnastik — sucht man bei Menschen, welche an einer Schwäche gewisser Muskeln oder Muskelgruppen leiden und infolgedessen Difformitäten in der Haltung des Skelettes zeigen, diese Muskeln systematisch zu kräftigen. Es werden die Bewegungen dieser Muskeln besonders geübt, indem man ihnen passende Widerstände darbietet, die der sich Übende entweder überwinden soll, oder gegen welche er ankämpft, ohne sie zu überwinden.

Massage.

Auch die Massage: das Kneten, Drücken und Streichen der Muskeln befördert den Blutlauf in ihnen; sie kann daher mit Vorteil an solchen Muskeln angewendet werden, die durch Krankheit so weit geschwächt sind, daß eine selbständige systematische Übung durch Turnen oder Gymnastik nicht mehr mit Erfolg betrieben werden kann.

Pathologisches.

Störungen der normalen Bewegungen kommen teils an dem passiven Bewegungsapparate (Knochen, Gelenke, Bänder, Aponeurosen), teils an dem aktiven (Muskeln nebst Sehnen und motorische Nerven) zur Erscheinung.

Störungen der passiven Bewegungsorgane.

Brüche, cariöse und nekrotische Zerstörungen, ferner Entzündungen, welche die Bewegungen der Knochen schmerzhaft machen, beeinträchtigen die Bewegungen oder machen sie sogar völlig unmöglich. Ähnlich wirken Ausrenkungen oder Entzündungen der Gelenke, Erschlaffungen der Gelenkverbindungen oder feste Verwachsungen der Gelenkenden (Ankylose) oder der das Gelenk umgebenden Bänder und Weichteile. Abweichungen von der normalen Funktion können ferner bedingt sein durch abnorme Krümmungen der Knochen, Anschwellungen (Hyperostose) oder Auswüchse (Exostose). — Zu den abnormen, oft vorkommenden Stellungen der Skeletteile sind zu rechnen die Verbiegungen der Wirbelsäule nach der Seite (Skoliosis), nach hinten (Kyphosis), oder nach vorn (Lordosis). Diese bringen auch Störungen der Atembewegungen mit sich. — An den Unterextremitäten, welche die Last des Körpers zu tragen haben, bildet sich zumal bei schlaffen, langgewachsenen jugendlichen Individuen, die vorwiegend stehendes Gewerbe treiben, das Genu valgum (Bäckerbein) aus. Die umgekehrte Biegung der Beine, Genu varum (Säbelbein), ist vornehmlich Folge rachitischer Erkrankung. — Der Plattfuß (Pes valgus) beruht auf einer Niederpressung des Fußgewölbes, das nun nicht mehr auf seinen normalen Stützpunkten ruht. Dabei liegen vielfach dieselben Ursachen wie bei dem Genu valgum zugrunde. Die Bänder der kleinen Gelenke der Fußwurzeln sind gedehnt, die Längsachsen der Füße sind meist stark nach außen gerichtet. Der innere Fußrand ist dem Boden mehr zugewendet, Schmerzen im Fuße und an den Malleolen machen das Gehen und Stehen beschwerlich. Der Klumpfuß (Pes varus), bei welchem der innere Fußrand emporgehoben und die Fußspitze aufwärts und nach innen gewendet ist, beruht auf einer fötalen Hemmungsbildung. Alle Kinder werden mit sehr geringem Grade dieser Stellung geboren. Der Spitzfuß (Pes equinus), bei welchem die Fußspitze, und der Hackenfuß (Pes calcaneus), bei welchem die Hacke den Fußboden berühren, beruhen meist auf einer Contractur der diese Stellungen bewirkenden Muskeln oder auf Lähmung ihrer Antagonisten.

Verbiegungen der Wirbelsäule.

Difformitäten der unteren Extremitäten.

Rachitis und Osteomalacie.

Bei anhaltendem Mangel von Erdsalzen in der Nahrung verarmt das Skelett an diesen: die Knochen werden dünn, durchsichtig, sogar biegsam. Wenn in den wachsenden Knochen nicht normalerweise Kalksalze abgelagert werden, so entsteht die Rachitis der Kinder und die identische Lähme junger Haustiere. Andrerseits können auch die bereits ausgebildeten Knochen späterhin wieder ihre Kalksalze bis zu $^1/_2$ oder $^1/_3$ verlieren und dadurch brüchig und weich werden (Osteomalacie). Ein gewisser geringer Grad der Knochenbrüchigkeit ist dem Greisenalter eigenartig.

Pathologische Abweichungen an den Muskeln.

Muskeln (und Knochen), welche aus irgend einem Grunde nicht arbeiten, verfallen der Atrophie. Ein gewisser Grad der Muskelatrophie tritt normal im Greisenalter ein. — Besonders merkwürdig ist die bedeutende Reduktion (von 1000 auf 350 *g*) der Muskelsubstanz des Uterus nach der Geburt. — Bei der Bleivergiftung verfallen hauptsächlich die Extensoren und Interossei der Atrophie. — Atrophien und Entartungen der Muskeln haben weiterhin Verkürzungen und Verdünnungen der Knochen im Gefolge, an denen sie sich ansetzen.

Durchschneidungen und Lähmungen der motorischen Nerven ziehen Lähmung der Muskeln mit schließlicher Entartung derselben nach sich. Ebenso haben Entzündungen, Erweichungen oder Sklerose der Ganglienzellen der Vorderhörner oder der motorischen Kerne in der Medulla oblongata Atrophien der mit ihnen in Verbindung stehenden Muskeln zur Folge. Akut treten so die spinale Lähmung und die akute Bulbärparalyse (Paralyse der Medulla oblongata) auf, in chronischem Verlaufe die progressive Muskelatrophie und die progressive Bulbärparalyse. Die Muskeln und ihre Nerven werden hierbei schmal, welk. Die Muskeln zeigen viel Kerne, ihr contractiler Inhalt ist teilweise verfettet, später ganz geschwunden. Das intramuskuläre Bindegewebe ist vermehrt, oft auch das zwischenliegende Fett.

Bei der Pseudohypertrophie oder lipomatösen Muskelatrophie sind die Muskelfasern total atrophisch bei reichlicher Fettentwicklung zwischen den Fasern, ohne daß jedoch die Nerven oder das Rückenmark entartet wären. — Auch der amyloiden Entartung kann der Muskelinhalt anheimfallen, wobei die amyloide Substanz das Gewebe durchdringt und infiltriert. Mitunter zeigen atrophische Muskeln eine tief braunrote Farbe, die wohl von einer Veränderung des Muskelfarbstoffes herrührt. — Muskeln, denen unter krankhaften Verhältnissen dauernd die Überwältigung über die Norm erhöhter Arbeit obliegt, wie der Herzmuskel (pag. 101) oder die Muskeln der Blase, des Darmes, zeigen eine Hypertrophie ihres Gewebes.

Spezielle Bewegungslehre.

230. Stehen. — Sitzen.

Definition.

Stehen ist die durch Muskelaktion gesicherte, senkrechte Gleichgewichtslage des Körpers, bei welcher die Schwerlinie (d. i. das vom Schwer-

punkte des Körpers gefällte Lot) im Bereiche der Unterstützungsfläche den Boden trifft; die Unterstützungsfläche wird gebildet durch die Fläche, mit der die Füße auf dem Boden stehen, und den zwischen ihnen eingeschlossenen Flächenraum. — Unter den verschiedenen Stellungen soll hier das „Geradestehen“ analysiert werden, bei welchem nach zwei Richtungen hin Muskeltätigkeit wirksam ist, nämlich: — 1. um den gegliederten Körper zu einer unbeugsamen Säule zu fixieren (zu „steifen“), und — 2. um im Falle einer Schwankung des Gleichgewichtes durch passenden Muskelzug die Störungen desselben wieder auszugleichen.

Normalstellung.

Braune u. *Fischer*[14] haben gezeigt, daß es eine Haltung des Körpers gibt (Normalstellung), in welcher die Schwerlinie abwärts durch die Verbindungslinie der Mittelpunkte beider Hüft-, Knie- und Fußgelenke und aufwärts durch den Schwerpunkt des Rumpfes und des Kopfes hindurchgeht. In dieser Stellung befinden sich alle Körperteile im labilen Gleichgewicht übereinander; einer Muskeltätigkeit zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichtes bedarf es gar nicht. Diese Stellung wird aber subjektiv als sehr unsicher und unbehaglich empfunden (da bei der geringsten Störung des Gleichgewichtes die Gefahr des Umfallens droht). Bei der „bequemen Haltung“ beim Stehen befinden sich die Schwerpunkte der einzelnen Körperabschnitte nicht senkrecht über den Gelenkmittelpunkten, die Schwerlinie verläuft vor der Verbindungslinie beider Fußgelenkmittelpunkte zur Erde. Unter diesen Umständen kommen die folgenden Muskeltätigkeiten in Betracht.

Bequeme Haltung.

Fixation des Kopfes.

1. Die Fixation des Kopfes auf der Wirbelsäule. — Das Hinterhaupt kann sich auf dem Atlas in verschiedener Weise bewegen. Am ergiebigsten ist die Nickbewegung. Da der Schwerpunkt des Kopfes 0,5 *cm* vor dem Mittelpunkt des Atlantooccipitalgelenkes liegt, so senkt sich bei Erschlaffung der Muskeln (im Schlafe oder Tode) das Kinn auf die Brust. Die starke Nackenmuskulatur, welche von der Wirbelsäule gegen das Hinterhaupt zieht, fixiert den Kopf auf der Wirbelsäule.

Beweglichkeit der Halswirbel.

Die hauptsächlichste Drehbewegung des Kopfes um die vertikale Achse geschieht um den Zahn des Epistropheus. Die Gelenkflächen des 1. und 2. Wirbels sind gegeneinander in der Mitte konvex, nach vorn und nach hinten werden sie etwas niedriger, der Kopf steht daher am höchsten bei der Geradstellung; dreht er sieh um den Zahn, so „sehraubt“ er sich dabei zugleieh etwas herunter. Hierdurch wird bei starker Kopfdrehung eine Zerrung der Medulla vermieden. Beim Stehen bedarf es zur Fixierung dieser Wirbel keiner Muskelaktion, da bei ruhenden Nackenmuskeln und Kopfniekern keine Drehung erfolgen kann.

Fixation der Wirbelsäule.

2. Die Wirbelsäule erfordert an denjenigen Abschnitten eine Fixation durch Muskeln, an welchen ihre Beweglichkeit am größten ist: diese sind der Hals- und Lendenteil. — Hier bedingen die zahlreichen und starken Muskeln der Halswirbelsäule (namentlich die Nackenmuskeln) und die Lendenmuskeln (namentlich die starken Ursprungsmassen des Extensor dorsi communis, unterstützt vom Quadratus lumborum) die Fixation.

Beweglichkeit der Wirbelsäule.

Die am wenigsten beweglichen Wirbel sind der 3. bis 6. thorakale; das Kreuzbein ist ganz unbeweglich. Für eine gewisse Länge der Säule hängt die Beweglichkeit ab: — a) von der Zahl und Höhe der elastischen Zwischenbandscheiben. Sie sind am zahlreichsten am Halsteil, am dicksten im Lenden- und (relativ auch) im unteren Halsteil. Sie gestatten eine Bewegung naeh jeder Richtung hin. Die Intervertebralscheiben haben zusammen den vierten Teil der Höhe der ganzen Wirbelsäule. Durch den Druck des Körpers sinken sie etwas ein: daher ist die Körperlänge des Morgens und nach langem Liegen am größten. b) von der Stellung der Fortsätze. Die stark gesenkten Dornfortsätze der Brustsäule verhindern die Hyperextension. Die Gelenkfortsätze stehen an den Halswirbeln so, daß die Flächen schräg von vorn nnd oben nach hinten und unten gerichtet sind; dies ermöglieht die relativ freie Bewegung: Drehung, Seitenneigung nnd Nickbewegung. — Im Brustteile sind die Gelenkflächen der oberen Gelenkfortsätze vertikal und gerade nach vorn, die unteren gerade nach hinten gerichtet, im Lendenteile ist die entsprechende Lage fast vertikal und sagittal.

Fixation von Kopf und Rumpf.

3. Der Schwerpunkt des so abgesteiften Körperteiles (Kopf und Rumpf mit den Armen) liegt am vorderen Rande der unteren Fläche des

11. Brustwirbels (*Braune* u. *Fischer*[14]). Das vom Schwerpunkt gefällte Lot geht ungefähr 0,8 *cm* hinter der Verbindungslinie beider Hüftgelenke zur Erde nieder. Der Rumpf würde somit im Hüftgelenke hintenüber fallen: dies verhindert der M. ileopsoas (Ansatz am Trochanter minor), zum Teil auch der (über der Pfanne aufwärts bis zur Spina anterior inferior entspringende) M. rectus femoris. — Ein seitliches Einknicken im Hüftgelenke wird vorwiegend durch die großen Massen der Glutaei verhindert, die hinten und seitlich Schenkelknochen und Hüftbein fixieren.

Fixation im Kniegelenke. 4. Das abgesteifte Stück der Körpersäule: Kopf, Rumpf mit Armen und Oberschenkeln steht nunmehr auf den Kniegelenken. Der Schwerpunkt des genannten Körperabschnittes liegt dabei vor der Verbindungslinie der Kniegelenke; es würde also in den Kniegelenken der obere Körperabschnitt nach vorn überfallen. Daher ist keine Muskelkraft notwendig, das Knie gestreckt zu halten: tatsächlich ist beim Stehen der Quadriceps vollkommen schlaff und untätig. Vielmehr muß die Muskulatur hinter dem Knie einer Überstreckung desselben entgegenwirken. Das seitliche Einknicken in den Kniegelenken ist schon durch die starken Ligamenta genu lateralia unmöglich gemacht.

Fixation im Fußgelenke. 5. Vom Schwerpunkte des ganzen Körpers, welcher senkrecht (4,5 *cm*) unterhalb des Promontoriums liegt (*Braune* u. *Fischer*[14]), trifft das Lot etwas vor der die beiden Fußgelenke verbindenden Linie den Boden. Der Körper würde also in letzterem Gelenke vornüber fallen. Dies verhindern die Wadenmuskeln, unterstützt von den Muskeln der tiefen Schicht (Tibialis posticus, Zehenbeuger, Peroneus longus et brevis).

Der Fuß und seine Unterstützungspunkte. 6. Die Mittelfuß- und Fußwurzelknochen bilden, durch straffe Bänder vereint, das „Fußgewölbe", welches mit dem Tuber calcanei einerseits, den Köpfchen der Metatarsalknochen andrerseits den Boden berührt. Die Körperlast trifft den höchsten Punkt des Fußgewölbes: das Caput tali. Die Wölbung des Fußes wird nur durch Bänder fixiert. Die Zehen können durch ihr Muskelspiel das Balancieren des Körpers wesentlich unterstützen.

Beim Stehen sind daher eine große Zahl von Muskeln in Tätigkeit: dauerndes Stehen wirkt daher stark ermüdend. Nach *Zuntz* u. *Katzenstein*[15] beträgt die Erhöhung des Gaswechsels beim Stehen bis zu 22% des Ruhewerts.

Pathologisches: — Beim festen Stehen finden dauernd sehr geringe Schwankungen des Körpers statt; die Sicherheit des Stehens ist um so größer, je geringer diese Schwankungen sind. Man kann sie leicht registrieren durch ein senkrecht auf dem Scheitel befestigtes Stäbchen, das mittelst einer Feder oder eines Pinselchens die Schwankungen auf einer horizontalen Fläche aufzeichnet (vgl. *Leiterstorfer*[16]). Störungen der Sensibilität (Tabes u. dgl.) verursachen starkes Schwanken, ebenso Muskelschwäche, Zittern, — desgleichen Ermüdung, Kälte der Füße, Einwirkung von Anästheticis auf die Fußsohlen.

Definition. Unter Sitzen versteht man die Gleichgewichtslage, bei welcher der Körper auf den Tubera ischii seine Unterstützung findet, auf denen eine nach vorn und hinten wiegende Bewegung stattfinden kann, wie auf den gebogenen Grundhölzern eines Schaukelpferdes. Kopf und Rumpf sind zusammen abgesteift zu einer unbeweglichen Säule, wie beim Stehen; die Muskulatur der unteren Extremitäten befindet sich in Ruhe.

Vordere Sitzlage. Man hat unterschieden: Die vordere Sitzlage, bei welcher die Schwerlinie vor den Tubera niedergeht. Hierbei stützt sich der Körper entweder gegen einen festen Gegenstand (z. B. mittelst der Arme auf den Tisch), oder gegen die obere Fläche der Oberschenkel. — 2. Die hintere Sitzlage ist durch das Niedergehen der Schwerlinie hinter den Tubera charakterisiert. Das Hintenüberfallen wird hierbei verhindert entweder durch die Rückenlehne (reicht letztere bis zum Kopfe hin, so kann auch die Nackenmuskulatur

in der Ruhe erschlaffen), — oder durch das Gegengewicht der durch Muskelaktion gestreckten Beine: hierbei kann das Steißbein einen weiteren Stützpunkt bieten, während der Rumpf durch den Ileopsoas und Rectus femoris an den Oberschenkel fixiert ist, die Unterschenkel durch den Extensor quadriceps gestreckt gehalten werden. Meist wird der Schwerpunkt so gelegt, daß die Fersen der Füße einen neuen Unterstützungspunkt abgeben. — 3. Bei der mittleren Sitzlage („Geradesitzen") fällt die Schwerlinie zwischen die Tubera selbst. Die Muskeln der Unterextremitäten sind erschlafft, der abgesteifte Rumpf braucht nur durch leichte Muskelaktion balanciert zu werden, wobei das Hintenüberfallen durch den Ileopsoas und Rectus femoris, das Vornüberfallen durch die Lendenteile der starken Rückenmuskeln verhindert wird. Meist genügt jedoch schon das Balancement des Kopfes zur Erhaltung des Gleichgewichtes.

Hintere Sitzlage.

Geradesitzen.

231. Gehen.[17] — Laufen. — Springen.

Gehen ist die mit möglichst geringer Muskelanstrengung ausgeführte horizontale Fortbewegung durch abwechselnde Tätigkeit beider Beine.

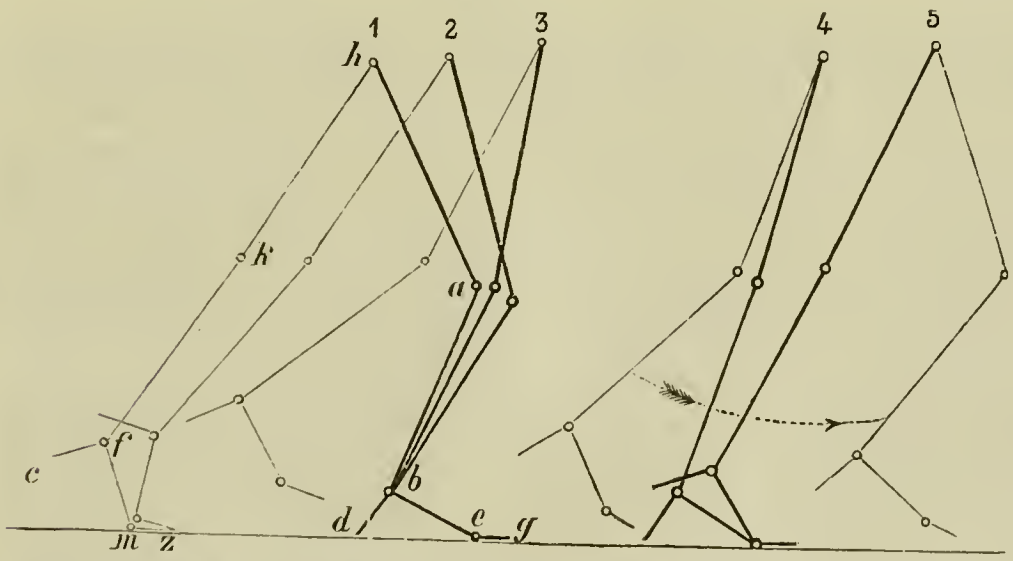
Definition.

Methode der Untersuchung: Die Gebrüder *Wilhelm* und *Eduard Weber*[18] analysierten 1836 die einzelnen Haltungen des Körpers während der Bewegung des Gehens, Laufens und Springens und zeichneten dieselben in kontinuierlichen Reihen, welche somit ein getreues Bild aller aufeinander folgenden Phasen der Lokomotion darboten. — *Marey*[19] stellte 1872 die zeitlichen Verhältnisse bei der Ortsbewegung fest, indem er (auch bei Tieren) die Gehwerkzeuge mit durch Luftübertragung wirkenden, registrierenden Apparaten versah. — Weiterhin hat er die ursprüngliche *Weber*sche Idee weiter ausgebildet und die einzelnen Bewegungsphasen eines Fußgängers, Läufers, Springers (oder auch sich bewegender Tiere) in ganzen Reihen photographischer Momentaufnahmen mit Hilfe einer revolverartig arbeitenden Camera (Dauer der Aufnahme eines jeden Momentbildes = $^1/_{1000}$ Sekunde) fixiert. Natürlich geben diese Serien im Stroboskop die völlig naturgemäße Bewegung wieder und lassen sich auch als „lebende Photographien" durch Projektion mittelst des Kinematographen zur Anschauung bringen. Fig. 147, 148 und 149 sind dergestalt nach ihm registrierte Momentbildserien. — *Braune* u. *O. Fischer*[20] führten 1895—1899 eine neue Methode ein, den Bewegungsvorgang beim Gehen mittelst zweiseitiger chronophotographischer Aufnahmen auf ein räumliches Koordinatensystem zu beziehen.

Beim Gehakte sind die Beine abwechselnd tätig: während das eine den Körper trägt („Stützbein" oder „aktives" Bein), ist das andere untätig („Hang"-, „Schwing"- oder „passives" Bein): — es macht somit jedes Bein in regelmäßigem Wechsel eine „aktive" und eine „passive Phase" durch. Die Gehbewegung kann nun in folgende Akte zerlegt werden:

Aktives und passives Bein.

Fig. 146.



Phasen der Gehbewegung: Die dicken Linien bezeichnen das aktive, die dünnen das passive Bein. *h* Hüftgelenk; — *k. a* Kniegelenk; — *f. b* Fußgelenk; — *c. d* Ferse; — *m. e* Ballen des Mittelfußzehengelenkes; — *z. g* Großzehenspitze.

I. Akt (Fig. 146. *2*): — Das aktive Bein steht senkrecht, im Kniegelenke leicht gebeugt, und unterstützt allein den Schwerpunkt des Körpers. Das passive Bein ist völlig gestreckt und berührt nur mit der Großzehenspitze *(z)* den Boden. Diese Beinstellung entspricht einem rechtwinkligen Dreieck, in welchem das aktive Bein und der Boden die beiden Katheten, das passive die Hypotenuse bildet.

I. Akt des Gehens.

II. Akt. II. Akt: — Zur Vorbewegung des Rumpfes neigt sich das aktive Bein aus seiner senkrechten (Katheten-) Stellung in eine nach vorn geneigte, schräge Stellung *(3)*. Damit hierbei der Rumpf in gleicher Höhe erhalten bleibt, ist es notwendig, daß sich das aktive Bein verlängert. Dies *Abwicklung des Fußes.* geschieht zunächst durch völlige Streckung im Knie *(3, 4, 5)*, — sodann aber durch Erhebung der Ferse vom Boden *(4, 5)* (so daß der Fuß auf dem Ballen der Metatarsalköpfchen ruht) — endlich durch Erhebung auf die Großzehenspitze (*2*, dünne Linie). Während sich die Streckung und Vorneigung des aktiven Beines vollzieht, muß das passive Bein mit der Zehenspitze den Boden verlassen *(3)*. Indem es sich nun im Kniegelenke etwas beugt (behufs der Verkürzung), schwingt es nach vorn *(4, 5)*, sein Fuß wird dabei ebenso weit vor den aktiven bewegt, als er bisher hinter demselben stand. Hier angelangt, wird der Fuß aufgesetzt, zuerst mit der Ferse, unmittelbar nachher mit der ganzen Fußsohle (*1. 2*, dicke Linie);

Fig. 147.

Langsamer Gang in Momentbildern photographiert, nach *Marey*. Nur die zugekehrte Seite des Gehenden ist dargestellt. Von der senkrechten Stellung des rechten, aktiven Beines (*I*) erfolgt die ganze Phase der Bewegung dieses Beines in sechs Bildern (*I* bis *VI*); hinter *VI* ist die senkrechte Stellung wieder erreicht. Die arabischen Ziffern bezeichnen die gleichzeitigen, zugehörigen Haltungen des linken Beines in korrespondierender Bezeichnung $1 = I$, $2 = II$ usw., so daß also z. B. während der Stellung *IV* des rechten Beines gleichzeitig das linke die Position wie *I* hat.

— der Schwerpunkt wird auf dieses, nunmehr aktive Bein verlegt, welches sich zugleich etwas im Knie gebeugt senkrecht stellt. Hiermit sind wir wieder am Beginne des I. Aktes angelangt. — Die Vorschwingung des *Vorschwingung des passiven Beins.* passiven Beines war von *Ed.* u. *Wilh. Weber* als eine reine „Pendelbewegung“ aufgefaßt worden, bei der die Muskulatur des Beines ganz untätig sein sollte; *Fischer* hat dagegen die Mitwirkung der Muskulatur des Beines bei der schwingenden Bewegung nachgewiesen.

Mitbewegungen am Rumpfe. Beim Gehen werden nicht nur an den Beinen Bewegungen ausgeführt, der Rumpf zeigt charakteristische Mitbewegungen: — 1. Er neigt sich jedesmal durch Zug der Glutaei und des Tensor faseiae latae auf das aktive Bein hinüber zur Übertragung des Schwerpunktes, was zumal bei schweren, breitbeckigen und kleinen Personen „den watschelnden“ Gang bedingt. — 2. Der Rumpf wird zur Überwindung des Luftwiderstandes (zumal im schnellen Gehen) vornüber geneigt balanciert getragen. — 3. Während des Vorschwingens des passiven Beins macht der Rumpf eine geringe Drehbewegung um den Kopf des aktiven Femur. Diese Drehung wird jedoch dadurch kompensiert, daß (zumal bei schnellem Gehen) der Arm an derselben Seite des passiven Beines im entgegengesetzten Sinne schwingt, der an der andern Seite aber zugleich im gleichen Sinne wie das passive Bein. — *O. Fischer*[20] hat die Bewegung des Körperschwerpunktes beim Gehen genau festgestellt.

Einflüsse auf die Dauer des Schrittes. Die zeitlichen Verhältnisse des Gehens: — 1. Die Dauer des Schrittes hängt außer von der Länge des Beines ab von der Zeit,

innerhalb welcher beide Füße den Boden zugleich berühren, die man natürlich ganz willkürlich verlängern kann. Beim „Schnellschritt" ist die Zeit = 0, d. h. in demselben Moment, in welchem das aktive Bein auf den Boden gesetzt wird, wird auch das passive aufgehoben. — 2. Die Länge (Spannung) des Schrittes, die im Mittel 0,7—0,8 *m* beträgt, muß um so größer sein, je mehr die Länge der Hypotenuse des passiven Beines die der Kathete des aktiven übertrifft. Aus diesem Grunde wird bei größten Schritten das aktive Bein stark verkürzt (durch Kniebeugung), so daß der Rumpf niedriger getragen wird. Desgleichen werden überhaupt lange Beine größere Schritte machen können. *Einflüsse auf die Länge des Schrittes.*

Nach *Ed.* und *Wilh. Weber*[18] soll der Schenkelkopf des passiven Beines lediglich durch den Luftdruck in der Pfanne fixiert sein, so daß es zum Tragen des ganzen Schenkels keiner Muskeltätigkeit bedarf. Schneidet man alle Muskeln und die Gelenkkapsel durch, so bleibt gleichwohl der Kopf in der Pfanne haften (§ 95). Beim Zug am Sehenkel legen sich die Ränder des Limbus cartilagineus der Pfanne ventilartig dicht am Rande des Knorpels des Schenkelkopfes an. Dagegen läßt sofort der Schenkel aus der Pfanne los, sobald durch Anbohren des Pfannengrundes die Luft in die Gelenkhöhle eindringen kann (vgl. *R. du Bois-Reymond*[21], *Fick*[1]). *Fixation des Schenkelkopfes in der Hüftpfanne.*

Für den Verbrauch bei der Fortbewegung von 1 *kg* über 1 *m* horizontalen Weges ist ein Aufwand von 0,55 Cal. erforderlich. Bei mäßiger Marschgeschwindigkeit bestehen keine wesentlichen Unterschiede im Energieverbrauch zwischen Personen von verschiedenem Körperbau oder verschiedener Übung. Dagegen ist die Marschgeschwindigkeit, bei der der Energieverbrauch das Minimum zu überschreiten beginnt, bei verschiedenen Personen wesentlich verschieden; mit steigender Marschgeschwindigkeit nimmt der Umsatz zu, und zwar schneller als die Geschwindigkeit. Der Energieverbrauch für die Leistung von 1 Meter-Kilogramm Steigarbeit beträgt im Mittel im Zustande vollständiger Übung 7,5 Cal. entsprechend einem Wirkungsgrad von 31 % (*Durig*[22], *N. Zuntz*[23]). (Da nach dem mechanischen Wärmeäquivalent (vgl. pag. 6) 425,5 *kgm* = 1 Cal. = 1000 cal. sind, ist 1 $kgm = \frac{1000}{425{,}5} = 2{,}35$ Cal. Für die Leistung einer mechanischen Arbeit (Steigarbeit) von 1 *kgm* = 2,35 Cal. muß der Körper aufwenden 7,5 Cal. ehemischer Energie; der Wirkungsgrad (vgl. § 222) der dabei tätigen Muskeln ergibt sich also nach dem Ansatz 7,5 : 2,35 = 100 : x = 31). *Verbrauch beim Gehen.*

Danach erfordert das Gehen auf einer ebenen Straße mit 10% Steigung bei 75 *m* Minutengeschwindigkeit und 80 *kg* Körpergewicht (mit Kleidern) pro Kilometer:

Für die horizontale Fortbewegung von 80 *kg* über 1000 *m*:
80 . 0,55 . 1000 Cal. . . . . = 44 Cal.
für die Steigarbeit, 80 *kg* auf 100 *m* gehoben = 8000 *kgm*:
8000 . 7,5 Cal. . . . . = 60 „
104 Cal.

also in 1 Minute (= 75 *m*): $\frac{104.75}{1000} = 7{,}8$ Cal., also in 1 Stunde: 7,8 . 60 = 468 Cal.

Bei verschiedenen Tieren ist der Verbrauch für die Horizontalbewegung des eigenen Körpers, bezogen auf 1 *kg* Körpergewicht und 1 *m* Weg, verschieden groß; der Hund braucht fast viermal soviel Energie als das Pferd, der Mensch steht in der Mitte. Die Horizontalbewegung des eigenen Körpers erfordert um so mehr Arbeit, je kleiner das Tier ist, der Arbeits- bzw. Energieaufwand ist annähernd der Körperoberfläche proportional. Dagegen ist der Energieverbrauch bei Steigarbeit, also für das Heben des eigenen Körpers bei verschiedenen Tierarten und Individuen annähernd gleich groß, etwa 35% der aufgewendeten chemischen Energie wird in äußere mechanische Arbeit, der Rest in Wärme umgewandelt (vgl. § 222) (*Zuntz*[24]). *Verbrauch der Tiere beim Gehen.*

Der Radfahrer legt dieselbe Strecke in der halben Zeit und mit halbem Kraftverbrauch zurück (bei mittlerer Geschwindigkeit) wie ein Fußgänger. Bei gleichem Stoffverbrauch der Muskeln ist die Anstrengung und der Grad der Ermüdung beim Gehen größer als beim Radeln. Bei langdauerndem Radeln findet (ebenso wie bei langen Märschen) eine Steigerung des Kraftverbrauches für die folgenden Wegeeinheiten statt (bei mittlerer Geschwindigkeit etwa von 20%) (*Leo Zuntz*[25]). *Radfahren.*

Das Laufen — (Fig. 148) unterscheidet sich vom Schnellschritt dadurch, daß ein Moment existiert, in welchem beide Beine vom Boden *Laufen.*

entfernt sind, der Körper also in der Luft schwebt. Hierzu muß jedes Mal das aktive Bein, indem es sich aus einer mehr gebeugten Stellung kräftig streckt, den Körper in die Höhe schleudern.

Springen. Beim Sprunge — (Fig. 149) wird der Körper durch möglichst schnelle und kraftvolle Contraction der Beinmuskeln emporgeschnellt,

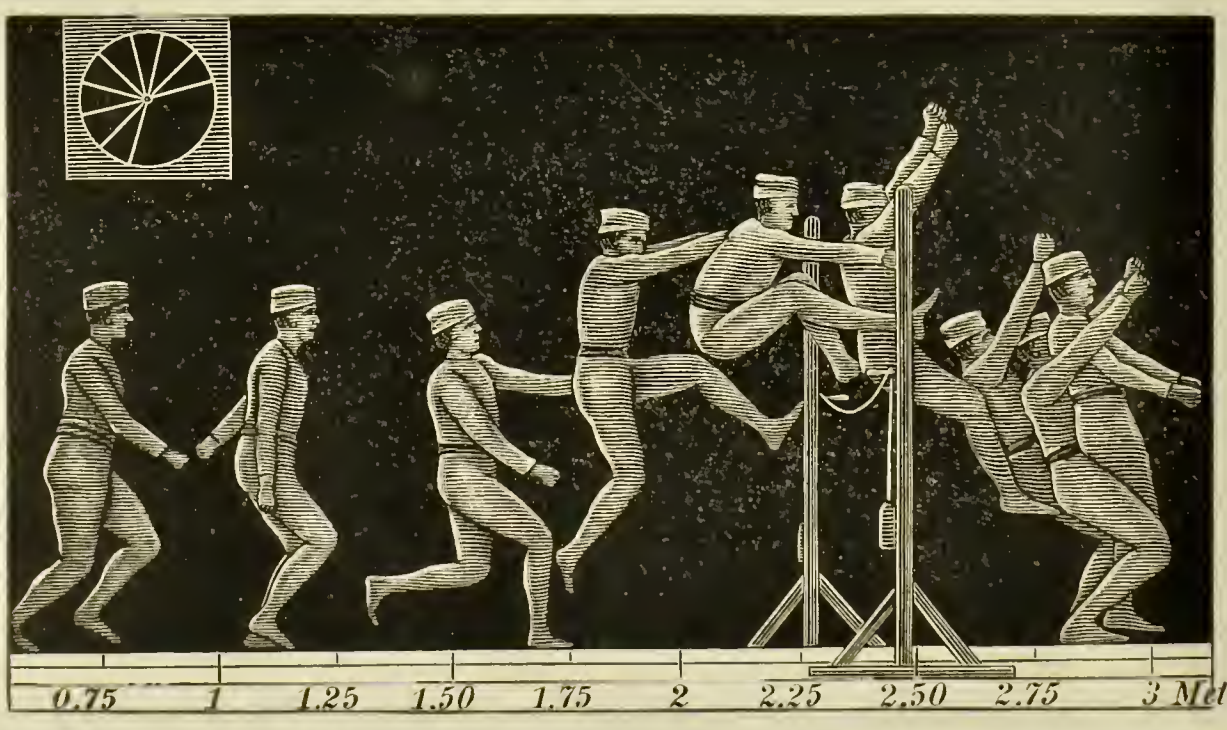
Fig. 148.

Photographische Momentbilder eines Läufers, nach *Marey*. — Zehn Bilder innerhalb einer Sekunde; an der Grundlinie die durchlaufene Strecke in Metern.

während außerdem durch Muskelaktion für die Wahrung des Gleichgewichtes Sorge getragen wird.

Pathologisches. **Pathologisches:** — Abweichungen der Gehbewegungen können von Leiden der Knochen, Gelenke, Bänder, Muskeln und Sehnen, der motorischen und sensiblen Nerven, der Reflexapparate des Rückenmarkes, des Kraftsinnes abhängen. Pathologische Gangarten sind z. B. der spastische, der schwankende oder Zickzackgang, der Gang bei Tabes und

Fig. 149.



Hochsprung in photographischen Momentbildern, nach *Marey*. Die Bilder decken sich zum Teil, sobald mit dem Niedertreten nach dem Sprunge die Geschwindigkeit der Fortbewegung abnimmt. (Links oben ein Zifferblatt, dessen weißer Radius je in $^1/_{12}$ Sekunde sich um einen Raumteil fortbewegt hat.) An der Grundlinie die zurückgelegte Strecke in Metern.

Paralysis agitans. — Als Abasie und Astasie bezeichnet man ein auf Großhirnaffektion (Hysterie, Hypochondrie, heftige Affekte, Zwangsvorstellung, Schwindel) beruhendes Unvermögen des Gehens und Stehens (alle anderen Bewegungen, auch die der Beine, können dabei völlig kräftig und wohl koordiniert ausgeführt werden).

232. Vergleichendes zur Bewegungslehre.

Muskelkraft der Tiere.

Die **absolute Muskelkraft** — (§ 222. I. 4) ist bei Tieren im allgemeinen nicht erheblich verschieden von der des Menschen. Die größeren Kraftäußerungen, die wir im Tierreiche treffen, resultieren daher aus der Dicke und der Zahl der Muskeln sowie aus den Verschiedenheiten der Hebel- oder Kraftübertragungsvorrichtungen. — So sind z. B. die Insekten zu relativ großen Kraftleistungen befähigt; einige derselben vermögen selbst ihr 67faches Gewicht zu schleppen (das Pferd kaum das einfache). Während ferner z. B. der Mensch beim Niederdrücken eines Dynamometers mit einer Hand das 0,70fache seines Körpergewichtes überwindet, überwindet ein Hund beim Heben des Unterkiefers das 8,3fache, — ein Krebs beim Zukneifen der Schere das 28,5fache, eine Muschel beim Schließen der Schale das 382fache des Körpergewichtes (*Plateau*[26]).

Stehen der Vierfüßler.

Das **Stehen** ist bei den Vierfüßlern wegen der viel größeren Unterstützungsfläche erleichtert, die springenden unter ihnen haben dabei eine mehr sitzende Stellung und gebrauchen dazu oft den Schwanz zur Stütze (Känguruh, Eichhörnchen). —

Stehen und Hocken der Vögel.

Bei den Vögeln findet sich eine mechanische Einrichtung, daß beim Niederducken ihre Zehen flektiert werden; auf diese Weise vermögen sie sich schlafend auf Zweigen festzuhalten. Dem Storch und Kranich wird das lange Stehen auf einem Bein dadurch erleichtert, daß zur Absteifung des Beins keine Muskeltätigkeit nötig ist, da nämlich zur Fixation ein Zapfen der Tibia in eine Vertiefung der Gelenkfläche des Femur eingreift.

Gang der Vierfüßler: Schritt.

Beim **Gehen** — der Vierfüßler unterscheidet man den Schritt: die vier Füße werden in vier Tempi, und zwar stets diagonal nacheinander, bewegt, z. B. beim Pferde: rechts vorn, links hinten; links vorn, rechts hinten. Eine Beschleunigung dieser Gangart, so daß diagonal in zwei Tempi die Beine versetzt werden, zugleich mit größerer Erhebung des Körpers, wird Trab genannt. Im Intervall zwischen beiden Hufschlägen schwebt der Körper bei gewöhnlichen Trabern (Pferd) die halbe Zeit des Auftretens in der Luft, beim gestreckten Trab länger. — Galopp: Schwebt ein (rechts) galoppierendes Pferd horizontal in der Luft, so tritt zuerst der linke Hinterhuf nieder. Kurze Zeit später setzen linker Vorder- und rechter Hinterhuf gleichzeitig auf, der rechte Vorderhuf hat den Boden noch nicht erreicht und ist weit nach vorn gerichtet. Der Oberkörper hat bis jetzt noch seine horizontale Richtung innegehalten. Hat aber wenige Momente später der linke Hinterfuß den Boden wieder verlassen, so liegt er höher als der Vorderfuß; gleichzeitig ist jetzt auch der rechte Vorderfuß nieder- und weit nach vorn gesetzt; rechtes Hinter- und linkes Vorderbein sind extrem gestreckt. Im nächsten Moment verlassen auch diese Gliedmaßen den Boden und der Hinterfuß hat hierbei ein solches Übergewicht über den Vorderfuß, daß er weit höher als dieser zu liegen kommt. Der Körper schießt also nach vorn und unten, bis das reehte Vorderbein, welches allein noch den Boden berührt, aktiv eingreift und den Körper kräftig vom Boden abstößt. Ist dies geschehen, so schwebt das Pferd wieder in der Luft mit horizontal gerichtetem Körper. Die Längenachse des Pferdeleibes ist beim Galopp zu der Riehtung der Bewegung schräg gestellt, einen spitzen Winkel bildend. Im gestreckten Galopp (Karriere), der eigentlich ein fortwährendes Springen ist, kommen z. B. rechtes Hinter- und linkes Vorderbein nicht gleichzeitig zu Boden, sondern ersteres eher. Beim Pferde beträgt hierbei die Geschwindigkeit bis 25 *m* in 1 Sekunde. — Die meisten Raubtiere, Hasen etc. haben als schnelle Gangart nur die Karriere.

Trab.

Galopp.

Karriere.

Paßgang.

Der Paßgang ist eine Modifikation des Sehrittes, der manchen Tieren, z. B. Kamel, Giraffe, Elefant, eigen ist, auch unter Pferden (nicht beliebt) und Hunden vorkommt; er besteht darin, daß an derselben Seite die beiden Füße zugleich oder fast gleiehzeitig vorgesetzt werden.

Bei den Sehlangen bewirken die sieh ruderartig hebenden und senkenden Rippen die Fortbewegung des Körpers.

Schwimmen des Menschen.

Das **Schwimmen.** — Der Gesamtkörper des Menschen ist durchschnittlich spezifisch etwas schwerer als das Flußwasser, etwas leichter jedoch als das Meerwasser. Beim ruhigen Liegen auf dem Rücken, wobei eventuell nur Mund und Nase über den Wasserspiegel treten, bedarf es zum Verhindern des Untersinkens entweder nur ganz geringer oder auch gar keiner stoßenden Bewegung der Hände nach abwärts. Zur Fortbewegung in dieser Lage genügen schon die Streckung und Adduction der Beine. Beschleunigt wird die Bewegung durch ruderndc Schläge der Arme. — Das Schwimmen auf dem Bauche ist deshalb beschwerlicher, weil der über dem Wasser gehaltene Kopf den Körper spezifiseh schwerer macht. Das Vorbewegen und Überwasserhalten wird in folgenden drei Tempi vollzogen. Erstes Tempo: Horizontales Rudern der ausgestreckten Arme von vorn bis zur wagrechten Stellung (Fortbewegung); zweites Tempo: Druck der Arme nach unten gegen die Tiefe mit nachfolgendem Anziehen der Ellenbogen an den Leib (Heben des Körpers),

dabei Anziehen der gespreizten Beine; drittes Tempo: Vorstoßen der zusammengelegten Arme und zugleich Extension und Adduction der Beine schräg nach hinten und gegen die Tiefe, wodurch sowohl Hebung des Körpers als auch Fortbewegung bewirkt wird.

Schwimmen der Säugetiere. Viele landbewohnende Säuger, deren Körper spezifisch leichter als das Wasser ist, bewegen sich gleichsam gehend durch dasselbe, namentlich mittelst der Hinterbeine, während zugleich die abwärts gerichteten Füße der vier Beine als spezifisch schwerste Teile dem Körper die normale Lage sichern. — Die viel im Wasser lebenden Säuger, Reptilien und Amphibien besitzen Schwimmhäute und teilweise einen an den Fischbau erinnernden Ruderschwanz (Biber); die Wale sind in ihrem Körperbau äußerlich den Fischen ähnlich.

Schwimmen der Fische. Den Fischen dient in erster Linie der Schwanz, der durch die mächtigen Seitenmuskeln bewegt wird, als Bewegungsorgan. Meist ist die Schwanzflosse oben und unten in zwei entgegengesetzte Richtungen gebogen, bei geringeren Bewegungen nur nach einer. Durch die plötzliche Streckung des Schwanzes üben die Fische gegen das Wasser einen Druck aus und stoßen sich so fort. Manche (Lachs) vermögen sich so hoch aus dem Wasser emporzuschleudern. Rücken- und Afterflossen sichern die senkrechte Lage. Die den Extremitäten entsprechenden Pectoral- und Abdominalflossen bewirken die kleineren Bewegungen, zumal auf und ab; im Schlafe sind letztere ausgebreitet. — Die Schwimmblase, welche bei den meisten Fischen vorkommt [fehlt vielen Knorpelfischen (Cyclostomen), oder ist rudimentär (Hai)], ermöglicht es dem Fische, sich unter Veränderung seines spezifischen Gewichtes in verschiedenen Wassertiefen aufzuhalten: hydrostatische Funktion. Bei den Dipnoeï ist sie zu einem Atmungsorgan umgewandelt. (Vgl. § 96.) — Die Schwimmvögel besitzen einen spezifisch sehr viel leichteren Körper als das Wasser und ein durch die Bürzeldrüse (§ 185) eingeöltes Gefieder. Sie stoßen sich mit ihren meist mit Schwimmhäuten versehenen Ruderfüßen nach vorn.

Schwimmvögel.

Flugbewegung der Säuger. Der **Flug** — ist unter den Säugern nur den Fledermäusen und ihren Verwandten möglich. Die Knochen der oberen Extremität einschließlich der Phalangen sind sehr verlängert, und zwischen diesen sowie den Hinterextremitäten (mit Ausnahme der Füße) ist eine dünne Flughaut ausgespannt, die auch teilweise der Schwanz mitträgt. Die sehr kräftigen Brustmuskeln, zum Teil von einer leistenartigen Erhebung des Sternums und den starken Claviculae entspringend, vollführen die flatternde Bewegung dieser Haut. Die sogenannten fliegenden Makis, Eichhörnchen und Beutelratten haben nur eine seitlich zwischen den größeren Knochen der Extremitäten ausgebreitete Duplikatur der Haut, deren sie sich beim Springen als Fallschirm bedienen.

Flug der Vögel. Der Körper des Vogels ist spezifisch sehr leicht. Von seinen Lungen aus verbreiten sich nämlich große lufthaltige Säcke in die Brust- und Bauchhöhle; ja selbst die Knochen stehen durch besondere Kanäle mit den Lungen in Verbindung, so daß alle Räume in den Knochen des Schädels, der Wirbel, des Schnabels, der Extremitäten statt mit Mark mit Luft angefüllt sind (§ 96). Die zu den Flügeln umgewandelten Oberextremitäten haben durch das mächtige Os coracoideum und die in der Mitte verwachsenen Claviculae (Furcula) ihre Stütze und werden durch mächtige Brustmuskeln bewegt, welche von der großen Crista sterni entspringen.

Beim Auffliegen wird der Flügel halb geschlossen mit der vorderen Kante schräg nach vorn und aufwärts bewegt, wobei die Ebene des Flügels, ohne der Luft Widerstand zu geben, in gleicher Richtung dem Flügelrande folgt, dann wird er ausgebreitet, in großem Bogen nach abwärts und rückwärts mit seiner Fläche niedergedrückt. Indem so die untere Flügelseite schräg von oben und vorn nach unten und hinten auf die Luft drückt, bewegt sich der Vogel nach vorn und oben. Die Vögel vermögen nur gegen den Wind aufzusteigen, teils weil der ihren Rücken treffende, horizontal streichende Wind sie niederdrücken, teils weil derselbe das Gefieder in Unordnung bringen würde.

Bewegungsorgane der Wirbellosen: Insekten. Unter den **Wirbellosen** — besitzen alle Insekten 6 Beine; dazu teilweise zwei Flügelpaare (Schmetterlinge, Immen) am zweiten und dritten Thoraxsegment. Bei den Käfern und Ohrwürmern ist das erste Flügelpaar nur Decke; bei den Strepsiptera ist dasselbe ganz verkümmert. Umgekehrt ist das zweite Flügelpaar bis auf die kleinen Schwingkölbchen reduziert bei den Fliegen.

Arachniden. Alle Spinnen besitzen 8 Beine (die Milben in der Jugend 6).

Crustaceen. Bei den Tausendfüßern tragen die 3 ersten Körperringe je ein Beinpaar, alle folgenden entweder 1 oder 2 Paare. Bei den Krebstieren finden sich meist auch zahlreiche Füße, die zum Teil eigenartige Umbildungen erfahren haben, z. B. beim Flußkrebs in Kaufüße, Scheren, Schreitfüße, Abdominalschwimmfüße und Flossenfuß. — Alle Muskeln setzen sich bei den Gliedertieren an die Innenfläche ihres Chitinpanzers; die Muskeln selbst sind stark entwickelt und von größter Kraftentfaltung (§ 222. I. 4) und Schnelligkeit der Bewegungen (pag. 492).

Mollusken. Den Mollusken fehlen innere Stützorgane, dabei sind die äußeren (Schalen, Gehäuse) in einfacherer Bildung vorhanden. Die Muskeln, zum Teil quergestreift, bilden

um den Leib einen „Hautmuskelschlauch“, welcher die äußere Formveränderung des Leibes bewirkt. Bei den Muscheln ist der starke einfache und doppelte Schließmuskel der Schalen beachtenswert, der bei Pecten (Kammuschel) durch schnelles Gegeneinanderbewegen der Schalen eine springende Bewegung im Wasser bewirkt. Die mit Gehäusen versehenen Weichtiere haben starke Retractoren.

Würmer. Bei den Würmern bildet ebenso das Integument mit den Muskeln einen Hautmuskelschlauch. Die glatten Muskelfasern sind entweder nur längsverlaufend (Rundwürmer), oder längs und quer (Kratzer), oder endlich längs, quer und senkrecht durch den Körper ziehend (Plattwürmer). Bei einigen Würmern finden sich muskulöse Saugnäpfe, bei anderen an jedem Segmente 1—2 Paar beweglicher Fußstummeln. Bei Rundwürmern gehen die Oberhautzellen, bei einigen Borstenwürmern die Darmepithelien direkt in Muskelzellen über und sind mit ihnen einheitliche „Epithelmuskelzellen“.

Echinodermen. Auch bei den Echinodermen sind die Muskeln mit dem Integumente verbunden: bei den Holothurien besteht eine äußere kontinuierliche Ringfaserschicht und darunter eine in fünf getrennten Bändern angeordnete Längsmuskulatur. Bei den See- und Haarsternen bewegen besondere Muskeln die Glieder der strahlenförmigen Körperteile. Die mit fester Kalkkapsel umgebenen See-Igel haben besondere Muskeln, welche ihre Stacheln bewegen, mittelst derer sie der Locomotion fähig sind. Dazu kommen noch die Ambulakralfüßchen.

Coelenteraten. Bei den Coelenteraten sind die Muskelfasern umgebildete Abschnitte von Epithelzellen: es existieren also hier „Epithelmuskelzellen“, und zwar bei den Quallen mit quergestreifter, bei den Anemonen und Hydroidpolypen mit glatter Struktur. Der freie Epithelanteil kann mit Wimpern besetzt sein. Bei den Medusen liegen diese Elemente teils am Schirm, teils an den Tentakeln. Unter den Polypen haben die Aktinien eine stark muskulöse Sohle, außerdem Längs- und Ringfasern am Leibe und an den Fangarmen. Bei einigen Polypen begleiten auch Muskeln den Gastrovascularapparat (§ 126).

Protozoen. Unter den Protozoen hat man quergestreifte Muskelfasern bei einigen Infusorien gefunden, z. B. im Stiele der Vortieellen, während außerdem das bewegliche Protoplasma des Leibes oder bewegliche Cilien die Bewegungen ausführen.

Literatur (§ 227—232).

1. Zusammenfassende Darstellung: *R. du Bois-Reymond:* Spezielle Muskelphysiologie. Berlin 1903. E. P. **2**, 2, 1903, 585. **6**, 1907, 244. Spezielle Bewegungslehre in Nagels Handbueh d. Physiologie. Braunschweig 1907. **4**, 564. *O. Fischer:* Theoret. Grundlagen f. eine Mechanik der lebenden Körper. Leipzig 1906. Kinematik organischer Gelenke. 1907. *R. Fick:* Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke. 3 Bde. Jena 1904—1911. (Bardelebens Handbuch der Anatomie, 2. Bd.) — 2. *H. v. Meyer:* A. A. P. 1867, 615. Die Statik u. Meehanik d. mensehl. Knochengerüstes. Leipzig 1873. Festschrift f. Bischof. Stuttgart 1882. — 3. *J. Wolff:* V. A. **50**, 1870, 389. **155**, 1899, 256. **156**, 1899, 307. Das Gesetz der Transformation d. Knochen. Berlin 1892. A. P. 1901, Suppl., 239. — 4. *Hultkranz:* Das Ellenbogengelenk u. seine Mechanik. Jena 1897. — 5. *Langer:* S. W. A. **32**, 1858, 99. — 6. *Braune* u. *Fischer:* L. A. **17**, 1891, Nr. II. — 7. *R. du Bois-Reymond:* A. P. 1896, 544. — 8. *Ed. Weber:* L. B. **1**, 1849, 79. — 9. *O. Fischer:* L. A. **22**, II. — 10. *Hueter:* V. A. **28**, 1863, 273. **46**, 1869, 37. — 11. *Henke:* Z. r. M. (3) **33**, 1868, 141. — 12. *O. Fischer:* A. A. 1894, 133. 1896, 371. — 13. *H. E. Hering:* P. A. **65**, 1897, 627. — 14. *Braune* u. *Fischer:* L. A. **15**, 1889, 631. — 15. *Katzenstein:* P. A. **49**, 1891, 330. — 16. *Leiterstorfer:* Das militärische Training. Stuttgart 1897. — 17. *H. Vierordt:* Das Gehen d. Menschen in gesunden u. kranken Zuständen 1881. — 18. *W.* u. *E. Weber:* Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge. Göttingen 1836. — 19. *Marey:* La machine animale. Paris 1873. Le mouvement. Paris 1884. C. r. **94**, 1882. **95**, 1882. **96**, 1883. **98**, 1884. **99**, 1884. **100**, 1885. **101**, 1885. **103**, 1886. **104**, 1887. **105**, 1887. **117**, 1893. **119**, 1894. **126**, 1898. — 20. *Braune* u. *Fischer:* L. A. **21**, 1895, Nr. 4. *Fischer:* L. A. **25**, 1899, Nr. 1. **26**, 1900, Nr. 3. **26**, 1901, Nr. 7. **28**, 1903, Nr. 5 u. 6. — 21. *R. du Bois-Reymond:* A. P. 1906, 397. — 22. *Durig:* P. A. **113**, 1906, 213. *Durig* u. Mitarbeiter: Denkschr. d. math.-naturw. Kl. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. **86**, 1910. — 23. *N. Zuntz:* Zeitschr. f. diätet. u. physik. Therapie. **5**, 1902, 101. — 24. *N. Zuntz:* P. A. **68**, 1897, 191. — 25. *L. Zuntz:* Untersuch. über den Gaswechsel und den Energieumsatz des Radfahrers. Diss. Freiburg, 1899. P. A. **70**, 1898, 346. *Berg, R. du Bois-Reymond* u. *L. Zuntz:* A. P. 1904, Suppl., 20. — 26. *Plateau:* Bull. d. l'acad. d. Belg. (2) **20**, 1865, 732. **22**, 1866, 283.

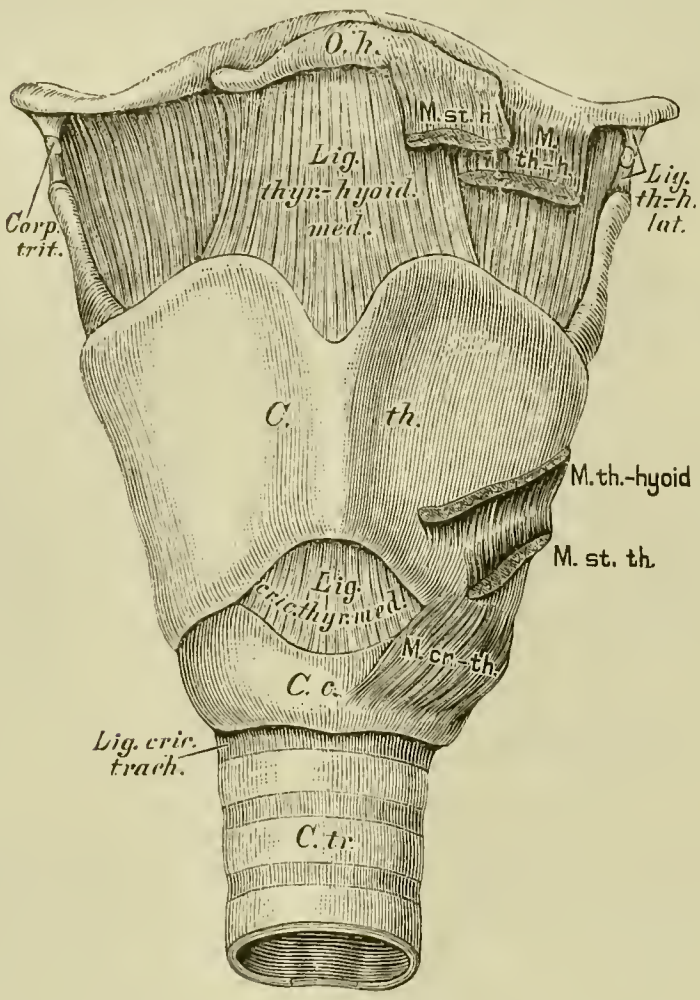
Stimme und Sprache.[1]

233. Begriff der Stimme. — Physikalische Vorbemerkungen.

Begriff der Stimme.

Der Strom der Exspirationsluft — (unter Umständen auch der der Inspirationsluft) — kann dazu verwendet werden, die gespannten wahren Stimmbänder des Kehlkopfes in regelmäßige Schwingungen zu versetzen, wodurch ein Klang erzeugt wird. Diesen nennen wir die menschliche Stimme.

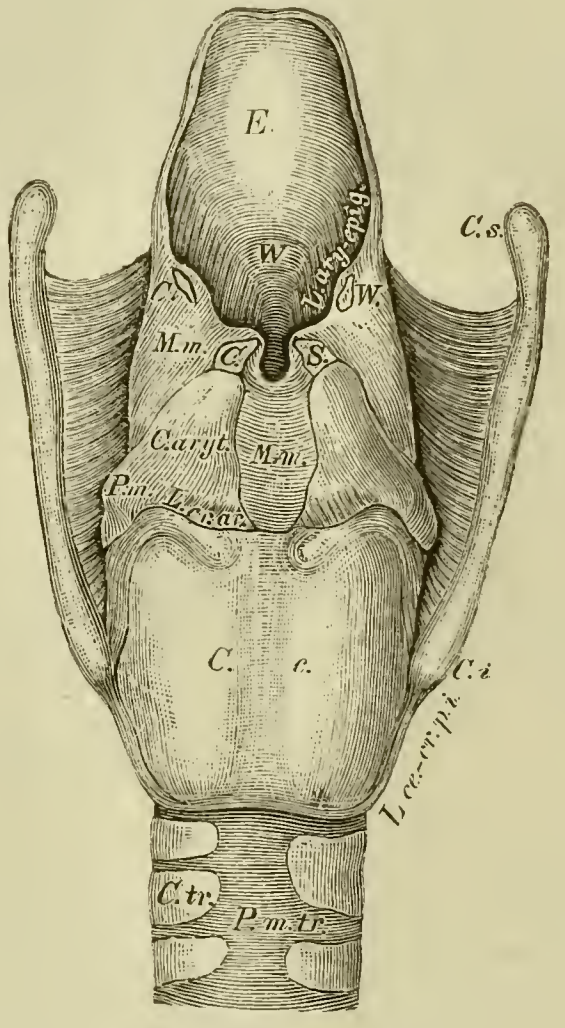
Fig. 150.



Ansicht des Kehlkopfes von vorn mit den Bändern und Muskelansätzen.

O. h. Os hyoideum. *C. th.* Cartil. thyreoidea. *Corp. trit.* Corpus. triticeum. *C. c.* Cartil. cricoidea. *C. tr.* Cartil. tracheales. *Lig. thyr.-hyoid. med.* Ligamentum thyreo-hyoideum medium. *Lig. th.-h. lat.* Ligamentum thyreo-hyoideum laterale. *Lig. cric. thyr. med.* Ligament. crico-thyreoideum medium. *Lig. cric. trach.* Ligam. crico-tracheale. *M. st.-h.* Musc. sterno-hyoideus. *M. th.-hyoid.* Musc. thyreo-hyoideus. *M. st.-th.* Musc. sterno-thyrcoideus. *M. cr.-th.* Musc. crico-thyreoideus.

Fig. 151.



Kehlkopf von hinten nach Entfernung der Muskeln.

E. Epiglottis mit dem Wulste *(W). L. ar.-ep.* Ligam. ary-epiglotticum. *M. m.* Membrana mucosa. *C. W.* Cartil. Wrisbergi. *C. S.* Cartt. Santorinianae. *C. aryt.* Cartt. arytaenoideae. *C. c.* Cartil. cricoidea. *P. m.* Processus muscularis d. Cart. arytaen. *L. cr. ar.* Ligam. crico-arytaen. *C. s.* Cornu superius, *C. i.* Cornu inferius d. Cart. thyreoidea. *L. ce.-cr. p. i.* Ligam. cerato-cricoideum posticum inferius. *C. tr.* Cartill. tracheales. *P. m. tr.* Pars membranacea tracheae.

Membranöse Zungen.

Die wahren Stimmbänder — des Kehlkopfes sind elastische, „membranöse Zungen“. Man versteht unter „Zungen“ elastische Platten, welche den Raum (Rahmen), in welchem sie ausgespannt sind, fast vollständig verschließen, jedoch einen kleinen Spielraum für ihre Bewegungen übrig lassen. Wird von einem unter den Zungen

Windrohr.

befindlichen Rohre (Windrohr) Luft gegen die Zungen geblasen, so weichen sie in dem Momente aus, in welchem die Spannung der Luft die elastische Spannung der Zungen übertrifft. Hierdurch entweicht plötzlich viel Luft, ihre Spannung nimmt rapide ab, und die Zunge kehrt in ihre frühere Lage wieder zurück, um aufs neue dieselbe Bewegung zu wiederholen. Bei diesem Schwingen der Zungen entstehen abwechselnd Verdichtungen und Verdünnungen der Luft. Diese sind es hauptsächlich,

Klangerzeugung der Zungen.

welche (wie bei der Sirene) den Klang erzeugen, jedoch nicht so sehr die Zungen selbst (*v. Helmholtz* [2]). — Nach *Musehold* [3] und *Nagel* [4] ist jedoch diese Vorstellung von

dem Mechanismus der Stimmbandbewegung nicht zutreffend: Die Stimmbänder schwingen nicht in der Längsrichtung des Stimmkanals, sondern in der Querrichtung, also gegeneinander.

Das Windrohr.

Das „Windrohr“ (welches die Luft den membranösen Zungen zuleitet) ist am menschlichen Stimmwerkzeug der untere Larynxabschnitt, die Luftröhre und weiter abwärts der ganze Bronchialbaum; der Blasebalg ist der exspiratorisch durch Muskeln sich verkleinernde Thorax.

Das Blasewerk.

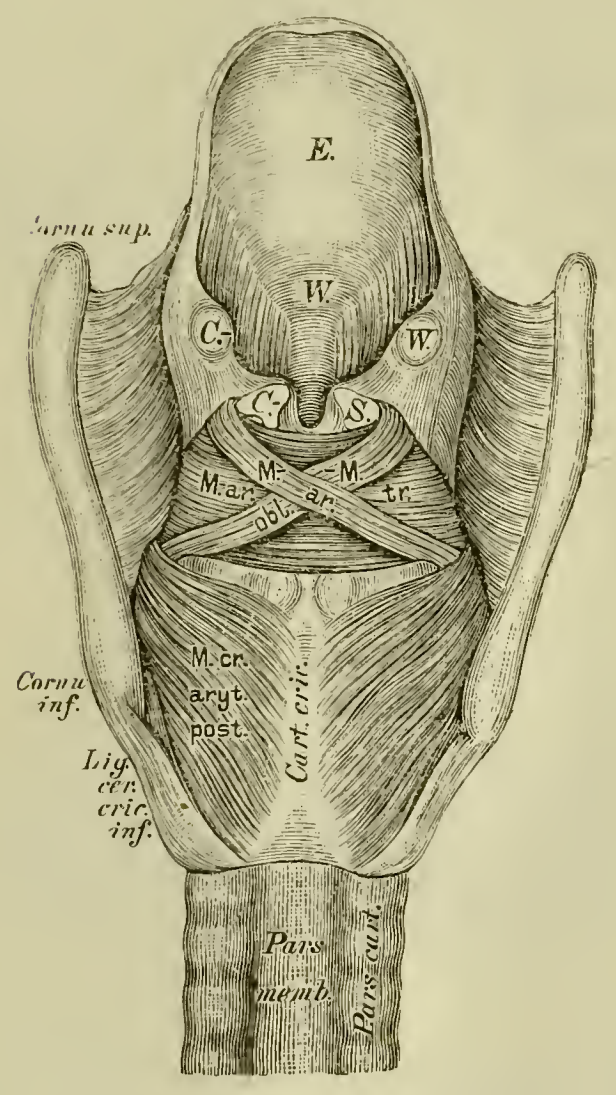
Das Ansatzrohr.

Der oberhalb der Zungen liegende Luftkanal wird „Ansatzrohr“ genannt und besteht aus dem oberen Larynxabschnitt, dem Rachen und weiterhin aus der in zwei Etagen übereinander liegenden Mund- und Nasenhöhle, die jede für sich abgeschlossen werden können.

Einflüsse auf die Tonhöhe der Zungenwerke: Länge der Platten.

Die Höhe des Tones verhält sich umgekehrt proportional der Länge der elastischen Platten. Aus diesem Grunde ist der Stimmton der kindlichen und weiblichen

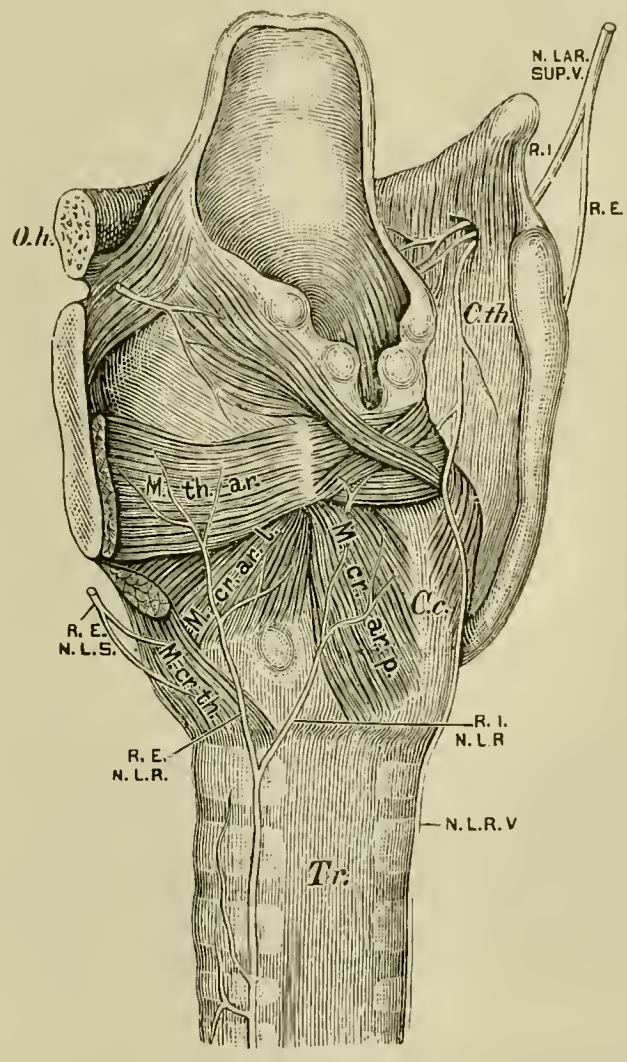
Fig. 152.



Kehlkopf von hinten mit den Muskeln.

E. Epiglottis mit dem Wulste *(W.)*. *C.-W.* Cartill. Wrisbergi. *C.-S.* Cartill. Santorinianae. *Cart. cric.* Cartil. cricoidea. Cornu sup., — Cornu inf. cartilaginis thyreoideae. *M. ar. tr.* Musculus arytaenoideus transversus. *Mm. ar. obl.* Musculi arytaenoidei obliqui. *M. cr. aryt. post.* Musculus crico-arytaenoideus posticus. *Pars cart.* Pars cartilaginea. — *Pars memb.* Pars membranacea tracheae.

Fig. 153.



N. lar. rec. v.

Die Nerven des Kehlkopfes.

O. h. Os hyoideum. *C. th.* Cartil. thyreoidea. *C. c.* Cartil. cricoidea. *Tr.* Trachea. *M. th. ar.* Musculus thyreo-arytaenoideus. *M. cr. ar. p.* Musculus crico-arytaenoideus posticus. *M. cr.-ar. l.* Musculus crico-arytaen. lateralis. *M. cr.-th.* Musculus crico-thyreoideus. *N lar. sup. v.* Nervus laryngeus superior nervi vagi. *R. I.* Ramus internus, *R. E.* Ramus externus desselben. *N. lar. rec. v.* Nervus laryngeus recurrens vagi, *R. I. N. L. R.* Ramus internus. — *R. E. L. N. R.* Ramus externus nervi laryngei recurrentis vagi.

(kürzeren) Stimmbänder höher als der der Erwachsenen und Männer. — Die Höhe des Tones ist ferner direkt proportional der Quadratwurzel aus der Größe der Elastizität der elastischen Platte, — bei membranösen Zungen (wie auch bei Saiten) direkt proportional der Quadratwurzel aus dem spannenden Gewichte (welchem für den Kehlkopf die Kraft der Spannmuskeln entspricht). — Endlich wird bei membranösen Zungen durch stärkeres Anblasen nicht allein der Ton verstärkt, da die Schwingungsamplitude vergrößert wird, sondern es kann auch der Ton zugleich erhöht werden, weil nämlich durch die größere Schwingungsamplitude die mittlere Spannung der elastischen Membranen vergrößert wird (*Johannes Müller*[5]).

Spannung. Starkes Anblasen.

Wirkung des Ansatzrohres. Das in seiner Form sehr variable Ansatzrohr wird bei der Intonierung im Kehlkopf mit angeblasen, es mischt seinen Eigenton dem Klange der elastischen Zungen bei und vermag auf diese Weise gewisse Partialtöne dieses letzteren zu verstärken. Von der Gestalt des Ansatzrohres hängt auch ganz wesentlich der individuelle charakteristische Stimmklang ab.

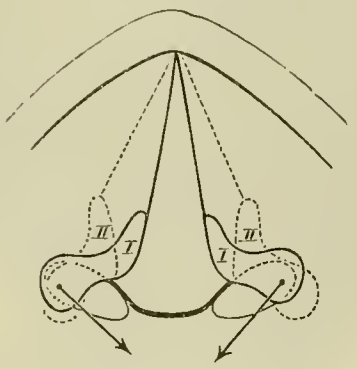
Wirkung des Windrohres. Im Windrohre findet bei Intonierung der Zungen die stärkste Resonanz statt, da komprimierte Luft in demselben enthalten ist. Sie bedingt den am Brustkorbe mit dem aufgelegten Ohre wahrnehmbaren Fremitus pectoralis (vgl. § 81. 6). Bei starker Intonierung kommt es sogar zur Miterschütterung der Thoraxwand. Bei schwacher und bei der Fistelstimme ist der Pectoralfremitus sehr gering.

Weite der Stimmritze. Die Verengerung oder Erweiterung der Stimmritze ist auf die Höhe des Tones ohne Einfluß. Nur wird bei weiter Stimmritze ungleich mehr Luft durchstreichen müssen, was natürlich die Thoraxanstrengungen wesentlich erhöht.

234. Einrichtung des Kehlkopfes.

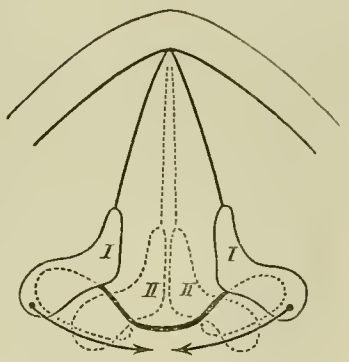
Das Knorpelgerüst des Kehlkopfes: Ringknorpel, **I. Knorpel und Bänder des Kehlkopfes.** — Das Grundgerüst des Kehlkopfes bildet der siegelringförmige Ringknorpel. Das Cornu inferius des Schildknorpels artikuliert im hinteren seitlichen Bereiche mit dem Ringknorpel. Dieses Gelenk gestattet

Fig. 154.



Schematischer Horizontalschnitt durch den Kehlkopf: *I, I* Lage der horizontal durchschnittenen Arytaenoidknorpel beim Atmen; von ihrer vorderen Spitze laufen konvergent die Stimmbänder zum inneren Schildknorpelwinkel. Die Pfeile zeigen die Zugrichtung der Mm. crico-arytaenoidei postici an; — *II, II* Lage der Arytaenoidknorpel infolge jener Muskelwirkung.

Fig. 155.



Schematischer Horizontalschnitt durch den Kehlkopf zur Erläuterung der Wirkung des M. arytaenoideus: *I, I* Stellung der Arytaenoidknorpel bei ruhigem Atmen. Die Pfeile zeigen die Zugrichtung des Muskels. — *II, II* sind die durch die Muskelwirkung bedingten Stellungen der Arytaenoidknorpel.

Schildknorpel, hauptsächlich dem Schildknorpel eine Bewegung der Art, daß er sich mit seiner Platte vornüber neigt. Die Neigung geschieht als Drehbewegung um die die beiden Gelenke verbindende, horizontale Achse, wobei der obere Rand des Schildknorpels nach vorn und abwärts tritt. Die Gelenke gestatten aber außerdem noch eine geringe Verschiebung des Schildknorpels an dem Ringknorpel nach auf- und ab-, vor- und rückwärts. — Die dreiseitig pyramidalen Arytaenoidknorpel artikulieren auf dem oberen Rande der Ringknorpelplatte, seitlich von der Mittellinie, in einem mit cylindrischen Gelenkflächen ausgestatteten Gelenke. Die Gelenkflächen gestatten den Arytaenoidknorpeln eine doppelte Bewegung: eine Rotation auf ihrer Basis um ihre vertikale, etwas schräge Längsachse, wodurch der nach vorn gerichtete Processus vocalis nach außen und oben, der nach außen gerichtete, den Rand des Ringknorpels nach hinten überragende Processus muscularis nach innen und unten rotiert wird, und umgekehrt. Außerdem vermögen sich die Gießkannenknorpel auf ihrer Basis etwas nach innen oder nach außen zu verschieben (vgl. *Will*[6]).

Arytaenoidknorpel.

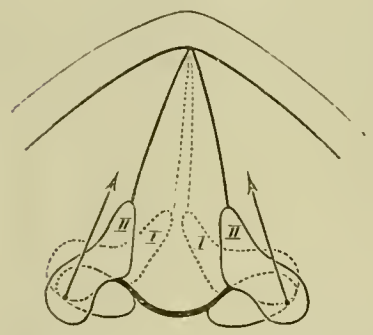
Die wahren Stimmbänder. Die wahren Stimmbänder — (Ligamenta vocalia), aus reichen elastischen Fasern zusammengesetzt, entspringen etwa in der Mitte der Höhe des inneren Winkels des Schildknorpels dicht nebeneinander und setzen sich je an den nach vorn gerichteten Processus vocales des Arytaenoidknorpels an. Die „*Morgagni*schen Taschen", welche ihren Schwingungen freien Spielraum gestatten, trennen sie von den oberen, mit einer Schleimhautfalte überzogenen „falschen" Bändern (Ligamenta ventricularia), welche nicht zur Phonation benutzt werden. — Zahlreiche Schleimdrüsen der Schleimhaut halten die Stimmbänder feucht.

II. Wirkung der Kehlkopfmuskeln. — 1. Die Erweiterung der Glottis — bewirken die Mm. erico-arytaenoidei postici: indem dieselben die Processus musculares der Arytaenoidknorpel nach hinten und unten medianwärts ziehen (Fig. 154), gehen die Processus vocales *(I, I)* auseinander und aufwärts *(II, II)*. So entsteht sowohl zwischen den Stimmbändern als auch zwischen den inneren Rändern der Arytaenoidknorpel je ein großer gleichschenklig dreieckiger Raum, welche mit ihrer Basis zusammenstoßen, wodurch die Eingangsöffnung eine große rautenförmige Gestalt annimmt. *Erweiterung der Stimmritze.*

Pathologisches: — Die Lähmung dieser Muskeln (vgl. § 269. 4) kann bei starkem Atembedürfnis (nicht bei gewöhnlichem ruhigen Atmen) wegen des Wegfallens der Glottiserweiterung die heftigste inspiratorische Atemnot nach sich ziehen. Die Stimme bleibt unverändert. Im frisch exstirpierten Kehlkopfe verlieren die Erweiterer am ehesten ihre Reizbarkeit (*Semon* u. *Horsley*[7]) (vgl. § 245. 6). Auch bei organischen Erkrankungen im Gebiete des N. recurrens wird zuerst der Zweig des Crico-arytaenoideus posticus gelähmt (*Semon*[8]). Ebenso versagt bei Abkühlung des freigelegten Recurrens stets zuerst dieser Zweig seinen Dienst (*B. Fränkel* u. *Gad*[9]).

2. Als Constrictor des Kehlkopfeinganges — wirkt der M. arytaenoideus (transversus), welcher mit transversal verlaufenden Fasern die beiden äußeren Kanten der Arytaenoidknorpel in ganzer Ausdehnung verbindet (Fig. 155). Auf der hinteren Fläche dieses Muskels liegen die ihm ähnlich wirkenden, gekreuzten Bündel der Mm. arytaenoidei obliqui (Fig. 152). *Verschluß des Kehlkopfeinganges.*

Fig. 156.



Schematischer Horizontalschnitt durch den Kehlkopf zur Erläuterung der glottisverengernden Wirkung der Mm. thyreo-arytaenoidei interni. *II, II* Stellung der Arytaenoidknorpel beim ruhigen Atmen. — Die Pfeile zeigen die Richtung des Muskelzuges. — *I, I* Stellung der Arytaenoidknorpel durch die erfolgte Wirkung.

3. Die unmittelbare Aneinanderlagerung der beiden Stimmbänder — wird dadurch bewirkt, daß die Processus vocales der Arytaenoidknorpel sich dicht aneinanderlegen. Hierzu müssen dieselben nach innen und unten gedreht werden. Dies geschieht durch eine Vor- und Aufwärtsbewegung der Processus musculares, welche die Mm. vocales s. thyreo-arytaenoidei interni vollführen. Dieser dem elastischen Rande des Stimmbandes selbst anliegende und weiterhin in der Substanz desselben gebettete Muskel, dessen Fasern sich bis zu den äußeren Kanten der Arytaenoidknorpel ausbreiten, dreht die letzteren so, daß die Processus vocales nach innen rücken müssen. Die Glottis wird hierdurch zwischen den Stimmbändern spaltförmig verengt, während zwischen den Basen der Arytaenoidknorpel eine weite dreieckige Öffnung bleibt (Fig. 156). *Aneinanderlagerung der Stimmbänder.*

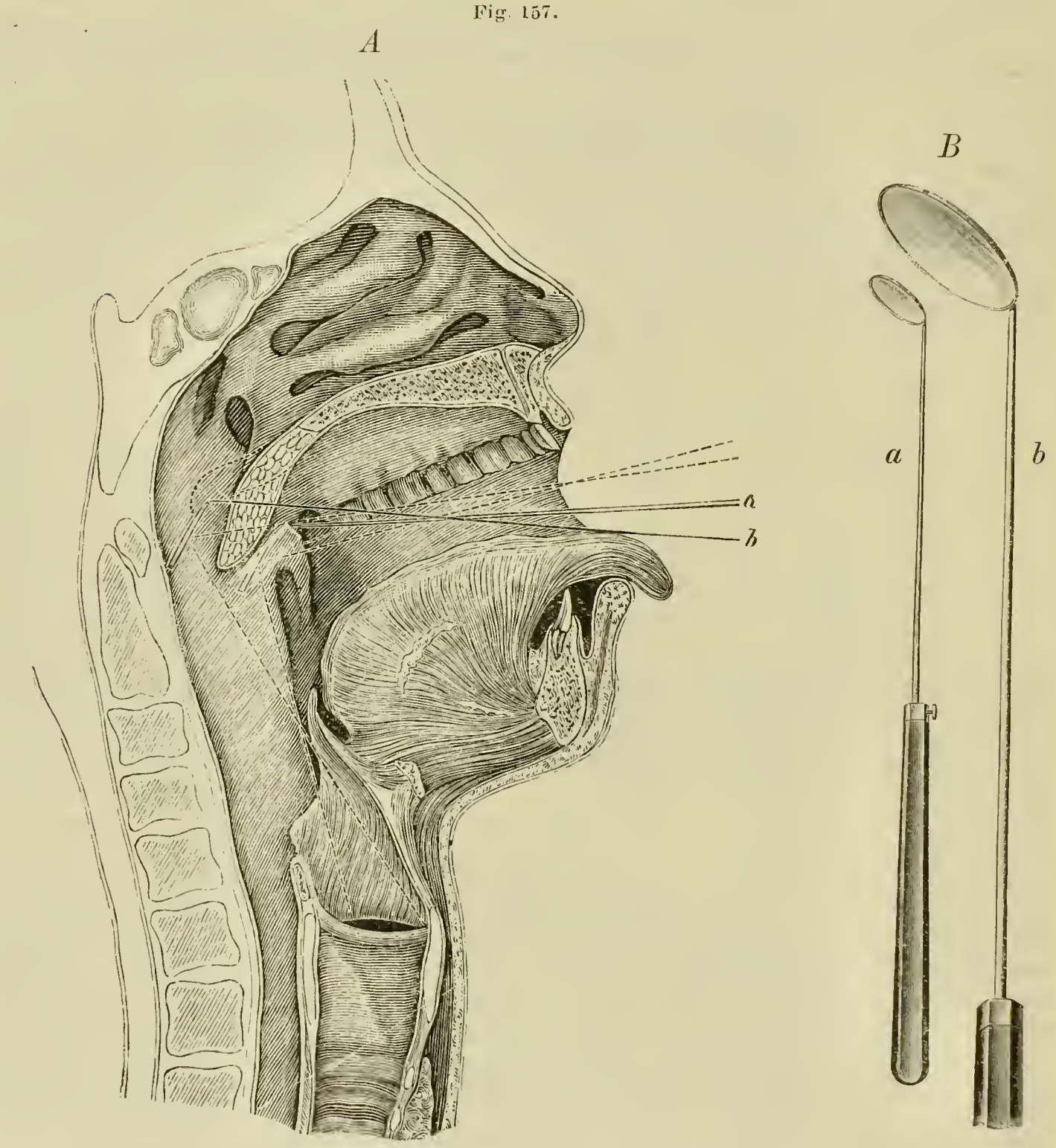
Der M. crico-arytaenoideus lateralis setzt sich an den vorderen Rand der Gelenkfläche des Arytaenoidknorpels, er kann ihn daher nur gerade nach vorn ziehen, doch vermuten einige Forscher, daß auch er eine analoge Drehung des Arytaenoidknorpels wie der M. vocalis s. thyreo-arytaenoideus internus bedingen könne (?), nur daß sich die Processus vocales nicht so dicht aneinanderlegen.

4. Die Spannung der Stimmbänder — erfolgt dadurch, daß ihre beiden Ansatzpunkte sich voneinander durch Muskelzug entfernen. Zu diesem Zwecke ziehen die Mm. erieothyreoidei den Schildknorpel nach vorn und abwärts (wobei der Winkel desselben etwas auseinandergebogen wird), wovon man sich durch Betastung seines eigenen Kehlkopfes bei Angabe hoher Töne leicht überzeugen kann. Derselbe Muskel nähert aber auch den vorderen Bogen des Ringknorpels *Spannung der Stimmbänder.*

dem unteren Rande des Schildknorpels; hierdurch muß die hintere Platte des Ringknorpels eine Rückwärtsneigung erleiden (*Schech*[10], *Kiesselbach*[11] u. a.). Zugleich müssen aber die Mm. cricoarytaenoidei postici beide Gießkannen etwas rückwärts ziehen und sodann fixiert halten. Die gespannten Stimmbänder werden länger und schmäler.

Die Geniohyoidei und Hyothyreoidei, welche vereint das Zungenbein und indirekt hierdurch den Schildknorpel aufwärts und vorwärts in der Richtung zum Kinn hin ziehen, unterstützen die Spannung der Stimmbänder (*C. Mayer*[12], *Grützner*[13]).

Fig. 157.



A Vertikaler Durchschnitt durch Kopf und Hals bis zum 1. Brustwirbel: *a* zeigt die Haltung des Kehlkopfspiegels, wenn man die hintere Partie der Stimmritze, die Aryknorpel, die obere Fläche der hinteren Kehlkopfwand usw. sehen, *b* die Haltung des Kehlkopfspiegels, wenn man den vorderen Winkel der Stimmritze zu Gesicht bekommen will.

B Größerer *(b)* und kleinerer *(a)* Kehlkopfspiegel.

Stellung und Spannung bei der Phonation.

Die so bewirkte Spannung ist aber allein zur Phonation keineswegs ausreichend. Denn einmal muß noch die zwischen den Arytaenoidknorpeln befindliche dreieckige Lücke der Glottis, welche bei der alleinigen Wirkung der Mm. vocales s. thyreo-arytaenoidei interni entstehen würde (siehe 3), verschlossen werden, was durch die Mm. arytaenoidei transversus und obliqui geschieht. Sodann müssen die Stimmbänder

selbst, welche bei der Wirkung der Mm. crico-thyreoidei und crico-arytaenoidei postici noch einen konkaven Rand behalten, so daß die Glottis zwischen ihnen noch als ein myrtenblattförmiger Spalt erscheint, völlig gerade gestreckt werden, so daß die Stimmritze einer linearen Spalte gleicht (Fig. 160): dies geschieht durch Contraction der Mm. vocales s. thyreo-arytaenoidei. Diese bewirken zugleich die zarten Abstufungen der Spannung in dem Stimmbande selbst, welche bei dem Wechsel wenig differenter Tonhöhen notwendig sind. Da der Muskel weit gegen den Rand des Stimmbandes vordringt und in dem elastischen Gewebe desselben fest eingefügt ist, so ist er hierzu besonders geeignet. Der contrahierte Muskel gibt dazu dem schwingenden Stimmbande die für die Vibrationen nötige Resistenz. — Es werden demnach durch das Auseinanderrücken des Schildknorpels und der Arytaenoidknorpel die gröberen Spannungsgrade, hingegen durch den M. vocalis die feineren Abstufungen dieser Spannung bewirkt.

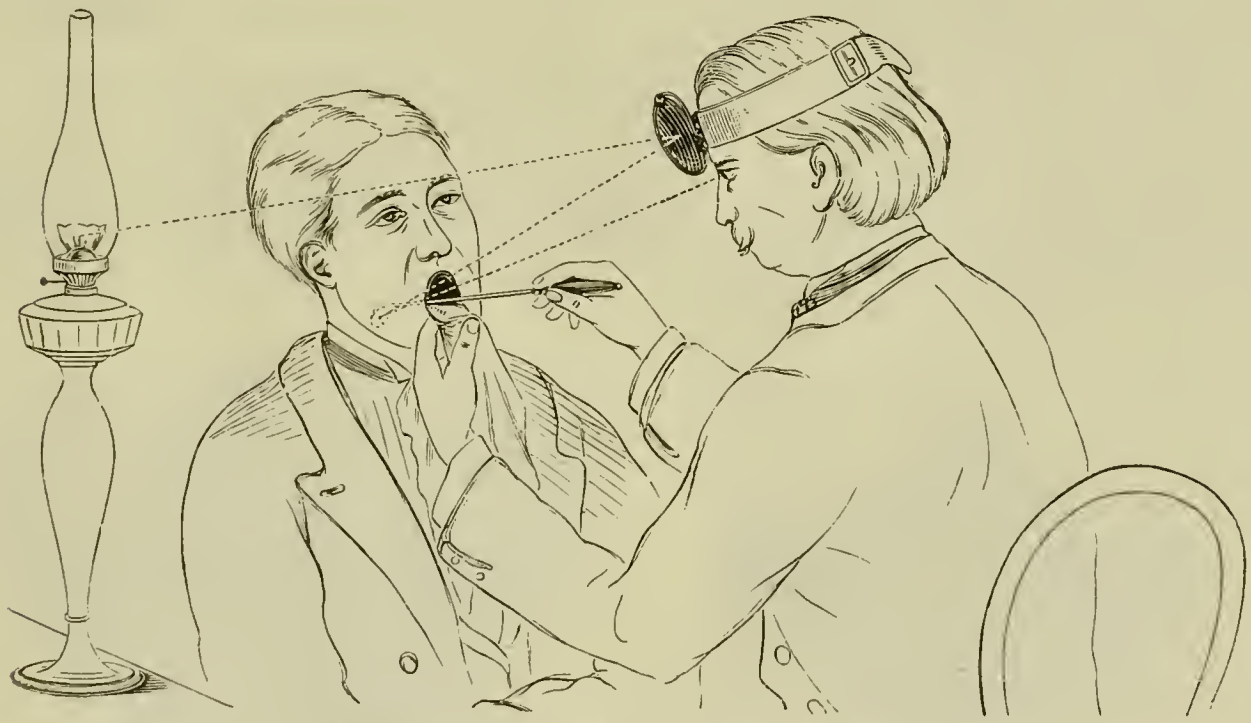
Der Kehldeckel, — welcher bei hohen Tönen sich mehr aufrichtet, bei tiefen sich senkt, hat auf die Klangfarbe (heller oder dumpfer) der Stimme einen Einfluß (*Walton*[14]), nicht auf die Höhe derselben.

235. Die Laryngoskopie. — Die Rhinoskopie.

Geschichtliches.

Nachdem *Bozzini* (1807) die Anregung gegeben, die Innenräume des Körpers mit Hilfe des Spiegels zu beleuchten und zu betrachten, und *Babington* (1829) die Glottis

Fig. 158.



Ausführung der laryngoskopischen Beobachtung.

auf diese Weise gesehen hatte, stellte der Gesanglehrer *Manuel Garcia* (1854) mittelst des Kehlkopfspiegels sowohl an sich selbst als auch bei Sängern Untersuchungen an über die Bewegungen der Stimmbänder bei der Respiration und Phonation. Die größten Verdienste um die Handhabung des Kehlkopfspiegels zu ärztlichen Zwecken erwarben sich (1857) *Türck* und *Czermak*, von denen letzterer zuerst Lampenlicht zur Beleuchtung anwandte. — Die Rhinoskopie wurde zuerst von *Baumès* (1838) versucht, von *Czermak* planmäßig bearbeitet.

Der Kehlkopfspiegel.

Als Kehlkopfspiegel — dienen winkelig gestielte Spiegelchen (Fig. 157 *B*), welche bei weit geöffnetem Munde und hervorgezogener Zunge eingeführt werden (Fig. 157 *A*). Je nach der Region, welche sich abspiegeln soll, muß die Stellung des Spiegels verändert werden, wobei es mitunter einer Aufhebung des weichen Gaumens mittelst des Spiegels selbst bedarf *(b)*. Der Spiegel nimmt in der Richtung der punktierten Linien das Bild des Kehlkopfes auf und reflektiert dasselbe unter gleichem Winkel durch den Mundkanal hin-

Beleuchtung des Larynx.

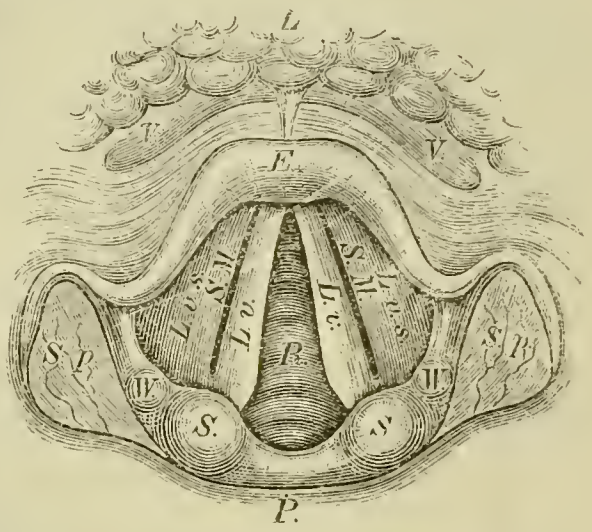
durch zu dem Auge des Beobachters, welches in der Richtung des reflektierten Strahles Stellung genommen hat. Die Beleuchtung des Kehlkopfes geschieht dadurch, daß man entweder das Licht der Sonne oder einer künstlichen Lichtquelle in einem Hohlspiegel auffängt und das konzentrierte Strahlenbündel auf den im Rachen gehaltenen Kehlkopfspiegel fallen läßt. Dieser reflektiert das Licht gegen den Kehlkopf, der somit erleuchtet wird. Der Beobachter blickt in der Richtung der Lichtstrahlen entweder unter dem Rande des Beleuchtungsspiegels (Fig. 158), oder durch eine centrale Öffnung des Spiegels.

Eine wichtige Bereicherung erhielt die Laryngoskopie durch *Oertel*[15], welcher durch schnell erfolgende intermittierende Beleuchtung durch eine stroboskopische Scheibe die Bewegungen der Stimmbänder direkt mit dem Auge verfolgen lehrte („Laryngo-Stroboskop"). (Vgl. *Spiess*[16], *Musehold.*[3])

Das laryngoskopische Bild.

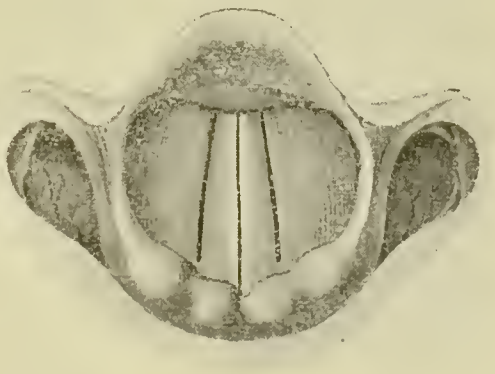
Das **laryngoskopische Bild** — (Fig. 159) zeigt folgende Einzelheiten: *L* die Zungenwurzel, von deren Mitte das Ligamentum glotto-epiglotticum niederzieht; zu den Seiten des letzteren findet man *(V. V)* die sogenannten Valleculae. Die Epiglottis *(E)* erscheint als ein oberlippenförmiger Bogen; darunter sieht man die (beim ruhigen Atmen) lanzettförmige Rima glottidis *(R)* und zu deren Seiten je das helle, gelbliche Ligamentum vocale *(L. v.)*. Dasselbe ist bei Kindern 6—8 *mm* lang, bei Weibern erschlafft 10—15 *mm* lang, gespannt 15—20 *mm*. Das der Männer mißt beziehungsweise 15—20 *mm* und 20—25 *mm*. Die gesamte Rima glottidis ist beim Manne 23, beim Weibe 17 *mm* lang, bei gespannten Stimmbändern 27,5 beziehungsweise 20 *mm*. Die Breite der Stimmbänder variiert zwischen 2—5 *mm*. Nach außen vom Stimmbande markiert sich der Eingang (Rima vestibuli) zum Sinus Morgagnii *(S. M.)* als ein dunkler Streifen; noch weiter auswärts und höher liegend sieht man *(L. v. s.)* die das falsche Stimmband überkleidende Schleimhaut-Taschenfalte (Plica ventricularis). An der unteren, lippenförmigen Begrenzung des Kehlkopfeinganges unterscheidet man in der Mitte den hinteren unteren Einschnitt des Ostium pharyngeum laryngis (über *P.*), zu dessen beiden Seiten *(S. S.)* die Spitzen der Cartilagines Santorinianae (auf den Spitzen der Arytaenoidknorpel sitzend) sichtbar sind, während unmittelbar dahinter *(P.)* die anstoßende Pharynxwand sich zeigt. Im Ligamentum ary-epiglotticum tritt *(W. W.)* die Cartilago cuneiformis s. Wrisbergi hervor, und endlich erkennt man nach außen davon die Vertiefungen *(S. p.)* der Sinus piriformes.

Fig. 159.



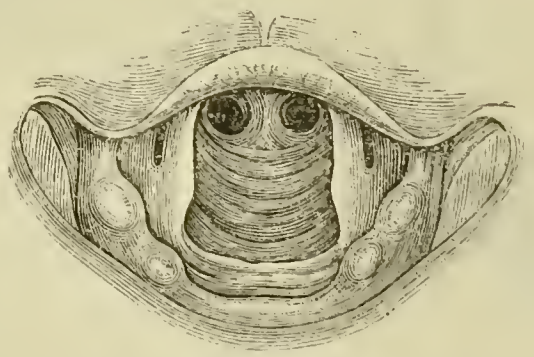
Das laryngoskopische Bild beim Atmen.

Fig. 160.



Das Kehlkopfbild beim Anlauten.

Fig. 161.



Einblick in die Trachea bis zur Bifurkation.

Form der Stimmritze bei der Respiration und Phonation.

Bei ruhigem Atmen erscheint die Rima glottidis (Fig. 159) als ein lanzettförmiger Spalt, und zwar ist sie weiter als beim Kadaver (*Kuttner* u. *Katzenstein*[17]). Wird sehr tief geatmet, so erweitert sie sich erheblich (Fig. 161), und es gelingt bei günstiger Stellung des Spiegels, die Trachearinge und selbst die Bifurkation zu sehen. Wird die Stimme angegeben, so schließt sich jedesmal die Stimmritze bis auf eine sehr enge Spalte (Fig. 160).

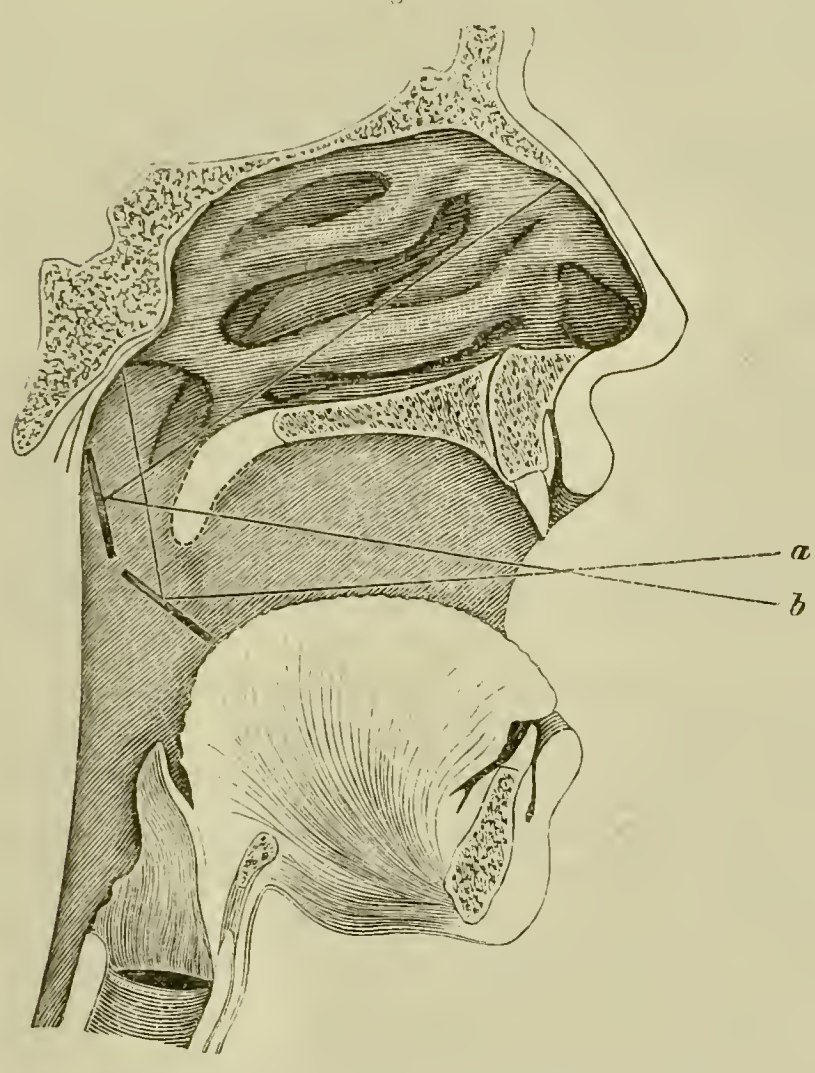
Die Rhinoskopie.

Die Rhinoskopie. — Durch Einführung winkelig gebogener Spiegelchen, die mit der spiegelnden Fläche nach oben gerichtet sind (Fig. 162), gelingt es, allmählich ein Feld zu übersehen, wie es in Fig. 163 wiedergegeben ist.

In der Mitte erscheint das Septum narium *(S. n.)*, zu dessen Seiten die länglich ovalen Choanen *(Ch.)* sichtbar sind, weiter darunter der weiche Gaumen *(P. m.)* mit dem niederhängenden Zäpfchen *(U)*. In dem Rahmen der Choanenöffnung vermag man die hinteren Umgebungen der unteren *(C. i.)*, mittleren *(C. m.)* und oberen *(C. s.)* Muschel zu erkennen, sowie unter einer jeden den entsprechenden Nasengang. Am undeutlichsten ist die obere Muschel und der untere Nasengang. Ganz oben übersieht man noch einen Streifen des Schlunddaches *(O. R.)* mit der mehr oder weniger entwickelten (aus adenoidem Gewebe bestehenden), über das Dach des Pharynx sich zwischen den beiden Tubenmündungen *(T. T.)* bogenförmig hinziehenden Pharynxtonsille. Nach außen von der Mündung der *Eustachi*schen Tube *(T. T.)* erscheint noch der sogenannte Tubenwulst *(W)* und noch mehr nach außen die *Rosenmüller*sche Grube *(R)*.

Das rhinoskopische Bild.

Fig. 162.

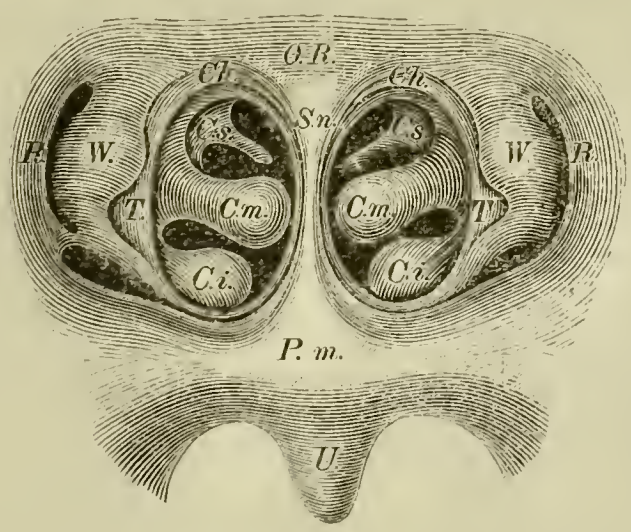


Lage des Kehlkopfspiegels bei der Rhinoskopie.

Für die Erforschung des Stimmorganes ist ferner die Experimentation am ausgeschnittenen Kehlkopfe von Wichtigkeit, wie sie *Ferrein* (1741), vor allem aber *Johannes Müller* (1839) ausführte. Er leitete die Luft in einen ausgeschnittenen menschlichen Kehlkopf durch ein eingebundenes Trachealrohr, dessen Windspannung ein kommunizierendes Hg-Manometer maß. Die Basen der Arytaenoidknorpel hielt eine angelegte Naht gegeneinander fixiert, während eine über eine Rolle laufende Schnur mit angehängten Gewichten den Schildknorpel nach vorn zog. Durch vermehrte Spannung konnte er die Töne um $2^1/_2$ Oktaven erhöhen. Stärkeres Anblasen (bei gleicher Spannung) erhöhte sie bis zur Quinte. Über dem Kehlkopf in der Verlängerung angebrachte Röhren vertieften nicht den Ton, doch modifizierten sie das Timbre und verstärkten den Ton durch Resonanz.

Direkte Untersuchung an toten und lebenden Kehlköpfen.

Fig. 163.



Das rhinoskopische Bild. (Die Zeichnung ist insofern eine mehr schematische, als, um das ganze Bild, wie es hier gegeben ist, zu erhalten, eine mehrmalige Änderung in der Stellung des Spiegels notwendig wird.)

Landois verwandte die lebend frisch ausgeschnittenen Kehlköpfe von Hunden und Schafen, bei denen die Muskeln durch verschiedene Elektrodenpaare gereizt wurden, während ein Blasetisch durch ein Trachealrohr den Wind lieferte.

Auch die Röntgen-Strahlen sind mit Erfolg zum Studium der Stellung der Knorpel des Kehlkopfes und des Zungenbeines (und des weichen Gaumens) verwendet worden (*Scheier*[18]).

236. Einflüsse auf die Klänge des Stimmwerkzeuges. — Umfang der Stimme.

Die Höhe des Stimmtones hängt ab:

Spannung der Bänder. 1. Von der Spannung der Stimmbänder —, also von dem Grade der Contraction der Mm. crico-thyreoidei und crico-arytaenoidei postici unter Beihilfe der Mm. vocales s. thyreo-arytaenoidei interni (s. § 234. II. 4).

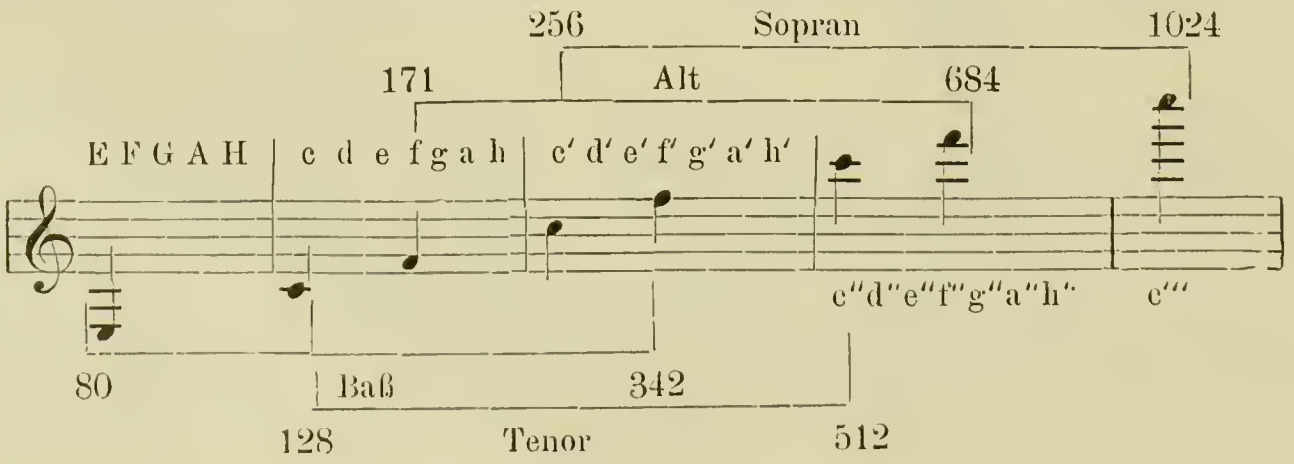
Länge der Bänder. 2. Von der Länge der Stimmbänder. a) Kinder und Weiber mit kürzeren Stimmbändern erzeugen höhere Töne. Die Stimme des Weibes liegt ungefähr 1 Oktave höher als die des Mannes. b) Werden die Arytaenoidknorpel durch Wirkung der Mm. arytaenoidei transversus und obliqui straff gegeneinander gepreßt, so daß nur die Stimmbänder selbst schwingen können, nicht jedoch die intercartilaginösen Teile zwischen den Proeessus vocales, so ist der Ton erhöht. Beim Angeben tiefer Töne müssen die Stimmbänder nebst den Rändern der Arytaenoidknorpel schwingen. — c) Jedes Individuum hat eine gewisse mittlere Höhe des Stimmklanges, welche einer möglichst geringen Muskelspannung im Innern des Kehlkopfes entspricht.

Stärke des Anblasens. 3. Von der Stärke des Anblasens. — Daß die Stärke des Anblasens auch im menschlichen Kehlkopfe den Ton zu erhöhen vermag, geht daraus hervor, daß das Angeben höchster Töne nur beim Forte gelingt. Bei mittleren Tönen beträgt die Windspannung in der Luftröhre 160 *mm*, bei hohen 200 *mm*, bei sehr starken 945 *mm*, beim Flüstern nur 30 *mm* Wassersäule (*Grützner*[19]), gemessen an einer Trachealfistel. — Wenn man beim Festhalten desselben Tones vom Forte zum Piano (oder umgekehrt) übergeht, so muß die Spannung der Stimmbänder wechseln; beim Übergang vom Piano zum Forte muß die Spannung der Stimmbänder nachlassen, beim Übergang vom Forte zum Piano steigen.

Register: Brustst imme und Fistelstimme. 4. Man unterscheidet an der Stimme das „Brustregister", bei welchem der Thorax erschüttert wird (Pectoralfremitus) und die Stimme aus der Tiefe der Brust zu dringen scheint, — und das „Kopfregister", bei welchem sie anscheinend aus der Kehle hervordringt. Das Kopfregister mit seinem weichen Timbre und der fehlenden Resonanz im Windrohre nennt man auch Falsett- oder Fistelstimme.

Oertel[15] hat angegeben, daß bei der Falsettstimme die Stimmbänder durch Knotenlinien, die parallel dem Stimmbandrande verlaufen, in Abteilungen geteilt werden, die getrennt voneinander schwingen; ein derartiger Mechanismus ist aber bei der Falsettstimme sicher nicht vorhanden (*Rethi*[20]). Tatsächlich finden beim Falsett die Schwingungen nur in einer ziemlich scharf abgegrenzten Randzone statt, während der übrige Teil des Stimmbandes fast still steht; etwas Genaueres läßt sich aber zur Zeit über den Mechanismus der Stimmbandschwingungen beim Falsett nicht angeben.

Die Stimmlagen. Den Umfang der menschlichen Stimme (ungefähr 2 Oktaven) gibt für die Brststimme das folgende Schema:



Die übergeschriebenen Zahlen zeigen die Schwingungszahl des betreffenden Tones in 1 Sekunde an. Man sieht, daß c′ bis f′ allen Stimmlagen gemein sind: dennoch klingen sie in verschiedenem Timbre. — Der tiefste Ton, der ausnahmsweise von Bassisten gesungen wurde, ist das Kontra-F mit nur 42 Schwingungen; — der höchste der Sopranstimme war a‴ mit 1708 Schwingungen.

Jedes Individuum hat sein charakteristisches Stimm-Timbre, welches abhängt von der Konfiguration aller zum Stimmorgan gehörigen Hohlräume. *Das Stimmtimbre.*

237. Die Sprache. — Die Vokale.

Die Bewegungsvorgänge, welche der Sprache zugrunde liegen, vollziehen sich im Ansatzrohre (Rachen-, Mund- und Nasenhöhle); sie bestehen in der Erzeugung von Klängen und Geräuschen. Entstehen diese für sich allein (während das Stimmwerk ruht), so wird die „Flüstersprache“ gebildet (Vox clandestina), schwingen jedoch gleichzeitig die Stimmbänder mit, so wird die „laute Sprache“ vernehmbar. Die Flüstersprache kann selbst in bedeutender Stärke angegeben werden; alsdann erfordert sie jedoch ein sehr starkes Anblasen, weshalb sie so sehr ermüdet. Sie kann sowohl bei der In- als Exspiration ausgeführt werden, im Gegensatz zur lauten Sprache, welche inspiratorisch nur vorübergehend und undeutlich erklingt. Die Flüstersprache wird durch das Geräusch erzeugt, welches bei mäßig verengter Stimmritze die durchstreichende Luft dadurch bewirkt, daß sie an der stumpfen Kante des Bandes vorüberstreicht. Beim Angeben der lauten Stimme werden jedoch durch Stellung der Processus vocales die scharfen Ränder der Stimmbänder dem Luftstrome zugewendet und von ihm in Schwingungen versetzt. *Begriff.* *Laute und Flüstersprache.*

Bei der Sprache tritt stets eine Beteiligung des weichen Gaumens hervor: bei jedem Worte erhebt er sich, wobei zugleich am Pharynx der *Passavant*sche Querwulst sich bildet (pag. 227). Stärkste Hebung des Segels findet statt bei **u** und **i**, geringere bei **o** und **e**, die geringste bei **a**. Bei Angabe von **m** und **n** steht das Segel unbewegt, bei den Verschlußlauten liegt es ähnlich hoch wie bei **n**, weniger hoch bei den Reibungsgeräuschen. Beim **l**, **s** und zumal beim gutturalen **r** gerät es in zitternde Bewegungen. *Beteiligung des weichen Gaumens.*

Die Sprache setzt sich zusammen aus Vokalen und Konsonanten.

Vokale. — (Analyse und künstliche Bildung vgl. Physiologie des Gehörorgans.)

A. Bei der Flüstersprache ist der Vokal der Klang der angeblasenen charakteristisch gestalteten Mundhöhle, dem nicht allein eine bestimmte Tonhöhe, sondern auch ein charakteristisches Timbre eigentümlich ist. Man kann die charakteristisch gestaltete Mundhöhle als „Vokalhöhle“ bezeichnen. *Wesen des Vokales.*

Bei **A** hat die Mundhöhle die Gestalt eines nach vorn sich erweiternden Trichters (Fig. 164 A). Die Zunge liegt am Boden der Mundhöhle, die Lippen sind weit geöffnet. Das Gaumensegel ist mäßig gehoben (es wird bei O E U I sukzessiv stets mehr gehoben). Das Zungenbein steht bei A wie in der Ruhe, der Kehlkopf aber ist etwas gehoben (er steht höher als bei U, aber tiefer als bei I). *Vokalhöhle bei A.*

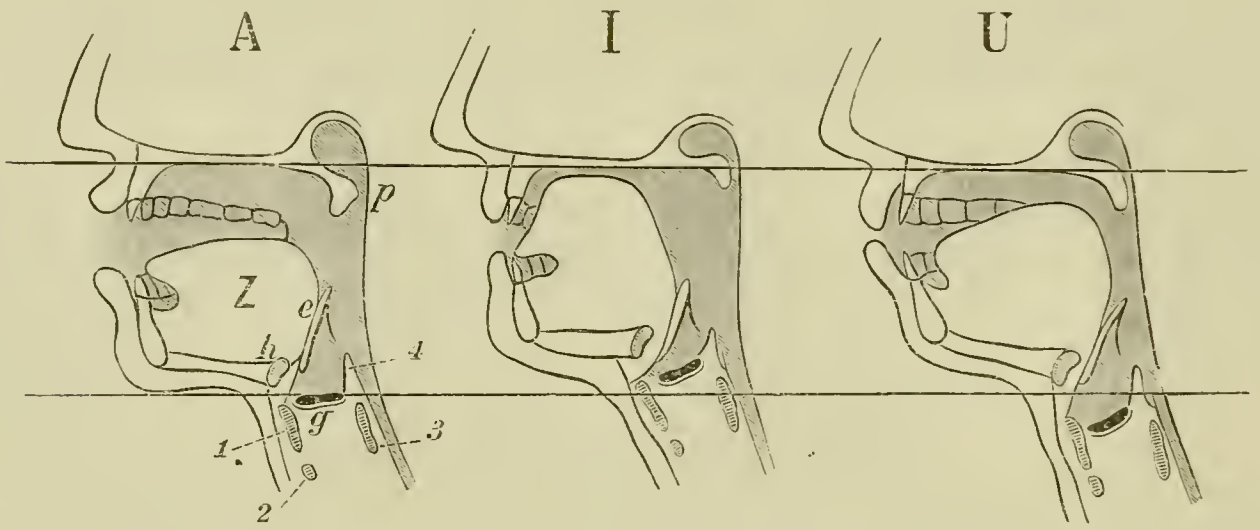
Geht man von A in I über, so behalten Kehlkopf und Zungenbein ihre gegenseitige Lage, aber beide steigen empor. Geht man von A in U über, so senkt sich der Larynx so weit als möglich. Dabei geht das Zungenbein etwas nach vorn. Bei A ist der Raum zwischen Kehlkopf, hinterer Rachenwand, Gaumensegel und Zungenwurzel nur mäßig weit, er wird weiter bei E und namentlich bei I; bei U ist dieser Raum am engsten.

Vokalhöhle bei U. Bei **U** ist die Gestalt der Mundhöhle die einer geräumigen Flasche mit kurzem, engem Halse. Das gesamte Ansatzrohr ist hier am längsten. Dementsprechend sind die Lippen möglichst weit vorgespitzt, in Falten gelegt und bis auf eine kleine Öffnung geschlossen. Der Larynx steht am tiefsten. Die Zungenwurzel ist den hinteren Gaumenbögen genähert.

Vokalhöhle bei O. Bei **O** gleicht die Mundhöhle, wie bei U, einer weitbauchigen Flasche mit kurzem Halse. Doch ist dieser, indem die Lippen dichter an die Zähne herantreten, kürzer und zugleich weiter geöffnet. Der Kehlkopf steht etwas höher als bei U. Das ganze Ansatzrohr ist also kürzer als bei U.

Vokalhöhle bei I. Bei **I** hat die Mundhöhle die Gestalt einer im hinteren Teile kleinbauchigen Flasche mit langem, engem Halse, von welcher der Bauch den Eigenton f, der Hals den von d'''' haben soll (*v. Helmholtz* [2]). Das Ansatzrohr ist bei I am kürzesten, da der Kehlkopf möglichst gehoben und die Mundhöhle durch Zurückziehen der Lippen vorn bereits durch die Zähne begrenzt wird. — Zwischen hartem Gaumen und Zungenrücken ist der

Fig. 164.



Sagittalschnitt durch das menschliche Stimmorgan bei den Vokalstellungen *A, I* und *U*. — *Z* Zunge; — *p* weicher Gaumen; — *e* Kehldeckel; — *g* Stimmritze; — *h* Zungenbein; — *1* Schildknorpel; — *2, 3* Ringknorpel; — *4* Arytaenoidknorpel.

Mundkanal äußerst verengert bis auf eine mediale enge Rinne. Daher kann die Luft nur unter hell säuselnd-pfeifendem Geräusch hindurchtreten, wodurch selbst das Schädeldach in fühlbare Vibrationen versetzt wird und bei zugestopften Ohren ein Gellen in denselben entsteht. Sowohl tiefe Stellung des Larynx, wie bei U, als auch Vorspitzen der Lippen, wie bei U, macht I unmöglich.

Vokalhöhle bei E. Bei **E**, welches dem I zunächst steht, ist die Mundhöhle ebenfalls einer Flasche mit kleinem Bauche (Eigenton f') und mit langem, engem Halse (Eigenton b''') ähnlich (*v. Helmholtz* [2]). Allein dieser Hals ist weiter, so daß es nicht zum säuselnd-pfeifenden Geräusch beim Anlauten kommt. Der Kehlkopf steht etwas niedriger bei E als bei I, doch noch höher als bei A.

Die Diphthonge. Die Diphthonge — entstehen so, daß man während des Anlautens aus der Stellung für den einen Vokal in die für den anderen übergeht. Deutliche Diphthonge erklingen nur, wenn man von einem Vokal mit weiterer Mundöffnung in einen solchen mit engerer übergeht, bei umgekehrter Anlautung erscheinen für unser Ohr die Vokale getrennt.

Künstliche Vokalköpfe. Es ist *Landois* in folgender Weise besonders gut gelungen, künstliche Vokale zu erzeugen. An den Hälften eines sagittal durchsägten Kopfes werden alle Teile so gestellt, wie sie bei Angabe eines bestimmten Vokales formiert sein müssen (Fig. 164),

und der Hohlraum von der Luftröhre bis zu den Lippen mit Paraffin gefüllt. Dann werden die beiden zusammengehörigen Hälften aufeinander geschmolzen. Das so erhaltene Gebilde ist der Abguß der betreffenden Vokalhöhle. Der Paraffinabguß wird mit Gips überzogen, dann das Paraffin ausgeschmolzen. Auf diese Weise ist eine Gipsnachbildung der Vokalhöhle gewonnen. Nun wird von unten her in der Luftröhre ein Stimmwerk angebracht. Hierzu verfertigt man eine dünne, in weitem Rahmen durchschlagende Elfenbeinzunge, deren Ton auf den Eigenton der Gipshöhle möglichst genau abgestimmt wird. Es sind *Landois* so überraschend gut alle Vokale gelungen, selbst I.

Eigenton der Vokalhöhlen.

Die Tonhöhe der Vokale — kann man musikalisch bestimmen, indem man entweder aufmerksam auf den eigenen Flüstervokal achtet, oder bei anderen mit einem passenden Windrohre von der Mundöffnung aus den Hohlraum des Mundes bei der intendierten Vokalstellung anbläst. Merkwürdigerweise ist bei verschiedenem Alter und Geschlechte der Eigenton der „Vokalhöhle“ nahezu konstant. Die verschiedene innere Geräumigkeit des Mundes kann durch verschiedene Größe der Mundöffnung kompensiert werden. — Man kann auch sehr zweckmäßig die Tonhöhe der Vokalhöhle so bestimmen, daß man vor der Mundöffnung der Reihe nach verschieden hohe, schwingende Stimmgabeln hält. Trifft man diejenige, welche mit dem Eigenton der Vokalhöhle übereinstimmt, so wird der Stimmgabelton durch Resonanz aus der Mundhöhle bedeutend verstärkt (*v. Helmholtz*[2]).

Gibt man flüsternd die Vokale in der Reihenfolge U, O, A, E, I an, so hört man sofort, daß ihre Tonhöhe steigt.

Die Eigentöne der Mundhöhle bei den Vokalstellungen können übrigens innerhalb einer gewissen Breite schwanken; man kann daher eigentlich besser von einer Region der charakteristischen Tonlage sprechen. Man überzeugt sich hiervon am besten, wenn man den Mund charakteristisch stellt und nun die Wangen perkutiert (*Auerbach*[21]); es erklingt alsdann der Vokal, und zwar je nach der Mundstellung innerhalb einer gewissen Breite der Tonhöhe.

Klangfarbe der Vokale.

Außer der Tonhöhe ist noch ganz besonders das charakteristische Timbre — (Klangfarbe) des Vokales zu beachten. In dieser Beziehung kann man die für die Aussprache eines Vokales charakteristisch geformte Mundhöhle mit einem musikalischen Werkzeuge vergleichen, welches seinen Klang nicht allein in einer gewissen Tonhöhe angibt, sondern denselben auch mit charakteristischem Timbre erschallen läßt. Dieses Timbre rührt her von der Zahl und Höhe der dem Vokalklange eigenen Obertöne, über welche bei der Analyse der Vokale (beim Gehörorgan) gehandelt wird.

Die nasale Klangfarbe der Vokale.

Das Timbre der Vokale kann noch in einer ganz besonderen Weise modifiziert werden, wenn die Vokale „nasal“ gesprochen werden, was namentlich in der französischen Sprache verbreitet ist. Das nasale Timbre entsteht dadurch, daß das Gaumensegel nicht den Nasenraum absperrt (was stets beim Anlauten der reinen Vokale geschieht), so daß die Luft der Nasenhöhle in Mitschwingungen versetzt wird. Beim nasal gesprochenen Vokal entweicht also die Luft durch Mund- und Nasenhöhle zugleich, beim rein gesprochenen nur durch die Mundhöhle. Daher flackert nur im ersten Falle ein vor die Nasenlöcher gehaltenes Licht oder beschlägt ein kaltes Glas oder Metall; nicht im letzteren.

Beim Angeben der reinen (nicht nasal gesprochenen) Vokale ist der Abschluß des Nasenraumes von der Mundhöhle so fest, daß er erst durch künstlich innerhalb der Nasenhöhle bewirkten gesteigerten Druck von 30—100 *mm* Quecksilber unter Erzeugung eines gurgelnden Rasselgeräusches gesprengt werden kann (*Hartmann*[22]). — Das „Näseln“ findet durch Resonanz im Nasenrachenraume statt; hierbei wird durch Heben des Zungenrückens und einiges Senken des Gaumens ein Teil der Mundhöhle ausgeschaltet (*Saenger*[23]).

Das Anlauten der Vokale. Das Anlauten der Vokale kann in zweifacher Weise erfolgen. Entweder werden dieselben aus bisher geschlossener Stimmritze angegeben, wie wir im Deutschen alle am Anfange der Wörter stehenden Vokale aussprechen. Es ist also bis dahin die Glottis verschlossen, und im Momente des Anlautens wird die Stimmritze zugleich mit der Intonierung gesprengt. Vokalaussprachen dieser Art bezeichneten die Griechen mit dem Spiritus lenis. Oder der Vokal wird angegeben, nachdem bereits vorher durch die geöffnete Stimmritze ein Anhauchen ausgeführt ist, dem der Vokalklang sich anschließt; alsdann entsteht der aspirierte Vokal (mit dem Spiritus asper der Griechen).

Die lauten Vokale. B. Werden die Vokale laut angegeben, also bei zugleich ertönendem Stimmklange, so verstärkt der Eigenton der Vokalhöhle von feststehender absoluter Höhe in charakteristischer Weise den entsprechenden, im Stimmklange vorhandenen Partialton (*v. Helmholtz*[2]). Musikalisch lassen sich dementsprechend die Vokale dann am reinsten intonieren, wenn ihre Tonhöhe so bemessen ist, daß dieselbe Obertöne enthält, welche mit dem Eigenton der angeblasenen Vokalhöhle harmonisch stimmen.

238. Die Konsonanten.

Wesen der Konsonanten. Die Konsonanten sind Geräusche, welche an bestimmten Stellen des Ansatzrohres hervorgebracht werden.

Man teilt dieselben ein: — I. nach ihren akustischen Eigenschaften in: — 1. tönende (liquidae), d. h. solche, die auch ohne Vokal vernehmbar sind (**m. n. l. r. s.**), und — 2. stumme (mutae), alle übrigen, die ohne gleichzeitige Angabe eines Vokales nicht deutlich vernommen werden.

II. Nach der Mechanik ihrer Bildung:

Explosivae. 1. Verschlußlaute — (Explosivae): es wird ein Verschluß durch die hindurchgepreßte Luft unter stärkerem oder schwächerem Geräusche gesprengt; — oder umgekehrt: es wird plötzlich der Luftstrom abgebrochen (dabei ist zugleich die Nasenhöhle durch Erhebung des weichen Gaumens abgesperrt).

Spirantes. 2. Reibungslaute — (Spirantes): es wird eine Stelle des Kanales verengt, so daß die Luft sich nur unter sausendem Geräusche hindurchzwängen kann. (Nase gesperrt.)

L-Laute. Die L-Laute, — stehen den Reibungsgeräuschen nahe, unterscheiden sich aber dadurch von ihnen, daß die enge Passage, durch welche die Luft durchgezwängt wird, nicht in der Mitte, sondern zu beiden Seiten der verschlossenen Mitte liegt. (Die Nasenhöhle ist abgesperrt.)

Zitterlaute. 3. Zitterlaute —: die durch eine enge Stelle des Kanales hindurchgepreßte Luft versetzt die Ränder der Enge in Vibrationen. (Nasenhöhle abgeschlossen.)

Resonantes. 4. Resonanten — (auch Nasenlaute oder Halbvokale genannt): die Nasenhöhle ist völlig frei, der Mundkanal ist jedoch nach vorn hin an einer Stelle fest verschlossen. Je nach der Stelle dieses Mundverschlusses kann die Luft in einem größeren oder kleineren Teile der Mundhöhle in Mitschwingungen versetzt werden.

Die Artikulationsstellen der Konsonanten. III. Nach den Stellen des Sprachorgans, an denen sie gebildet werden: Artikulationsstellen. Diese sind: — A. zwischen beiden Lippen, — B. zwischen Zunge und hartem Gaumen, — C. zwischen Zunge und weichem Gaumen, — D. zwischen den beiden wahren Stimmbändern.

A. Konsonanten der ersten Artikulationsstelle.

Die Lippenkonsonanten.

1. Verschlußlaute: **b**: die Stimme tönt bereits, ehe die leise Explosion stattfindet; — **p**: die Stimme tönt erst, nachdem sehon die viel stärkere Explosion stattgefunden hat.

2. Reibungslaute: **f**: zwischen den oberen Schneidezähnen und der Unterlippe (labiodental); — **v**: zwischen beiden Lippen (labial); — **w** entsteht, wenn man den Mund für **f** einriehtet (sowohl labial, als aueh labiodental), aber anstatt nur die Luft hinauszublasen, zugleich die Stimme tönen läßt. Es gibt also eigentlieh zwei versehiedene **w**, nämlich das dem **f** entspreehende labiodentale, z. B. Würde, — und das labiale: z. B. Quelle.

3. Zitterlaute (das „Burr"-Geräuseh der Kutseher) fehlen in den zivilisierten Sprachen.

4. Resonant: **m**: es entsteht dadurch, daß beim Tönen der Stimme die Luft der Mundhöhle und Nasenhöhle in Resonanz versetzt wird.

B. Konsonanten der zweiten Artikulationsstelle.

Methode: — Um festzustellen, in welcher Ausdehnung Zunge und Gaumen sich bei der Konsonantenbildung an der 2. und 3. Artikulationsstelle berühren, bestreut man bei weit geöffneter Mundhöhle die Zunge mit gepulvertem Farbstoffe. Läßt man nun den Konsonanten angeben, so erhält der Gaumen an jenen Stellen einen farbigen Abdruck, wo die Berührung stattgefunden hatte (*Grützner*[24]).

Die Zungen-Hartgaumenkonsonanten.

1. Versehlußlaute: wenn sie scharf und ohne Mitlauten der Stimme angegeben werden, die harten **T**-Laute (aueh **dt** und **tt**); — wenn sie schwach und unter gleiehzeitigem Ertönen des Stimmklanges hervorgebraeht werden, die weichen **D**-Laute.

Je nachdem mehr die Spitze oder der Rüeken der Zunge einerseits, — und die Zähne oder der Alveolarrand oder der harte Gaumen andrerseits zur Bildung verwendet werden, finden sich in den verschiedenen Spraehen versehieden bezeiehnete und gesprochene Modifikationen dieser Konsonanten.

2. Reibungslaute: die **S**-Laute: — scharfe (aueh **ss** und **sz** geschrieben), welche ohne gleichzeitigen Stimmklang, und schwaehe, welche nur mit Angabe der Stimme ertönen. Aueh hier sind Modifikationen vorhanden je nach den Regionen, zwischen denen der Zischlaut entsteht: so gehört zu den scharfen Zisehlauten noeh das scharfe **Sch** und das harte englisehe **Th**, — zu den sanften das weiche französische **J** und das weiehe englisehe **Th**. — Hier sehließen sich an die **L**-Laute, die gleiehfalls in mannigfaehen Modifikationen in den Sprachen vorkommen, z. B. das **L** mouillé der Franzosen. Auch die **L**-Laute können sehwach mit Stimmklang und scharf ohne denselben angegeben werden.

3. Zitterlaute: Die Zungen-**R**-Laute, die gewöhnlich mit Stimmton angegeben werden, aber auch ohne diesen gebildet werden können.

4. Resonanten: die **N**-Laute, die ebenfalls in verschiedenen Modifikationen vorkommen können.

C. Konsonanten der dritten Artikulationsstelle.

Die Zungen-Weichgaumenkonsonanten.

1. Verschlußlaute: die **K**-Laute, wenn hart und ohne Stimmklang, — die **G**-Laute, wenn zugleich die Stimme angegeben wird. Es gibt von beiden verschiedene Modifikationen: so liegt z. B. die Explosionsstelle des **G** und **K** vor e und i mehr nach vorn am Gaumen, als die des **G** und **K** vor a, o, u.

2. Reibungslaute: wenn hart und ohne Stimme lautiert wird, die **Ch**-Laute; bei schwacher Angabe und mit Stimmklang wird **J** gebildet.

Nach a, o, u werden diese Konsonanten weiter nach hinten am Gaumen gebildet, als die nach e und i gesprochenen.

3. Zitterlaut: das Gaumen-**R**, welches durch Erzittern des Zäpfchens entsteht.

4. Resonant: das Gaumen-**N**. Nach e und i wird der Verschluß mehr nach vorn, nach a, o, u mehr nach hinten verlegt. (Das nasale N der Franzosen ist jedoch gar kein Konsonant, sondern nur das nasale Timbre des Vokales, welches dadurch entsteht, daß die Nasenhöhle offen steht, pag. 543.)

D. Konsonanten der vierten Artikulationsstelle.

Die Stimmritzenkonsonanten.

1. Ein Verschlußlaut — durch Sprengung der Stimmritze tritt nicht hervor, wenn man aus vorher verschlossener Glottis einen Vokal laut intoniert. Geschieht dies mit Flüsterstimme, so kann man allerdings ein schwaches, kurzes Geräusch, von der plötzlichen Öffnung der Stimmritze herrührend, vernehmen. Wie schon bemerkt, pflegten die Griechen die Aussprache des Vokales aus geschlossener Glottis mit dem Spiritus lenis zu bezeichnen (pag. 544).

2. Reibungslaut: der **H**-Laut, welcher bei mittlerer Weite der Stimmritze angegeben wird (im arabischen Hha bei noch engerer Stimmritze besonders scharf hervortretend).

3. Zitterlaut: das sogenannte Kehlkopf-**R** des Niedersächsischen (und im Ain der Araber). Derselbe kann hervorgebracht werden, wenn man einen Vokal mit möglichst tiefer Stimme angibt. Es folgt demselben alsdann ein deutlich stoßweise erklingendes Vibrieren der Stimmbänder, welches eben das Kehlkopf-**R** darstellt. Es findet sich namentlich vertreten in der plattdeutschen Mundart von Vorpommern, z. B. in Coarl (Karl), Wuort (Wort).

4. Ein Kehlkopf-Resonant kann nicht existieren.

Zusammengesetzte Konsonanten.

„Zusammengesetzte“ Konsonanten sind solche, welche gebildet werden, indem die Mundteile gleichzeitig für zwei verschiedene Konsonanten eingerichtet sind, so daß sich aus den gleichzeitig entstehenden beiden Geräuschen ein Mischgeräusch bildet. Beispiele: **Sch** (in westfälischer Mundart), — **tsch**, **tz**, **ts** — **Ps** (Ψ), **Ks** (X, Ξ).

239. Pathologisches zur Stimm- und Sprachbildung.

Aphonie.

Lähmungen der motorischen Kehlkopfsnerven (des Vagus) durch Verletzungen oder Tumorendruck haben Stimmlosigkeit (Aphonie) zur Folge *(Galen)*. Bei Aneurysma des Aortenbogens wird oft der N. recurrens sinister durch zu starke Dehnung gelähmt. Vorübergehend können Rheumatismen, Überanstrengungen, Hysterie die Kehlkopfsnerven lähmen; auch seröse Durchtränkung der Kehlkopfsmuskeln infolge von Entzündungen kann Lähmung derselben und damit Aphonie erzeugen. Sind hauptsächlich die Spanner gelähmt, so entsteht *Monotonie.* Monotonie der Stimme. — Beachtenswert sind besonders die Atemstörungen bei Kehlkopfslähmungen. Solange die Respiration ruhig bleibt, kann jegliche Störung fehlen; sobald jedoch lebhafter geatmet werden soll, tritt wegen des Unvermögens, die Glottis zu erweitern, oft hochgradige Dyspnoe ein (pag. 535).

Ist nur ein Stimmband gelähmt, so wird die Stimme unrein, falsettartig. Alternierende Schwingungen beider Bänder mit entgegengesetzten Bewegungsphasen sah man als Folge ungleicher Spannung durch ungleiche Innervation der Spannmuskeln. — Mitunter sind die Stimmbänder nur so weit gelähmt, daß sie nicht bei der Phonation, wohl aber bei angestrengter Atmung und beim Husten sich bewegen (Phonische Lähmungen). — Als *Phonische Lähmung. Mogiphonie.* Mogiphonie (vorzeitige Ermüdung der Stimme) bezeichnet *Fränkel* einen lähmungsartigen Zustand der Kehlkopfmuskulatur, der darin besteht, daß gewisse koordinierte, durch Übung angelernte Bewegungen versagen (der paralytischen Form des Schreibkrampfes entsprechend).

Wird bei dem Versuche der Stimmangabe plötzlich die Stimmritze durch Muskelkrampf geschlossen, so entsteht die seltene Aphonia spastica. — Bei Tabetikern fand man selten auch ataktische Erscheinungen an der Kehlkopfmuskulatur. — Schleimauflagerungen auf den Stimmbändern, Rauhigkeiten, Schwellungen, Lockerungen derselben haben Heiserkeit zur Folge; bilden sich beim Sprechen bei sehr genäherten Bändern plötzlich Berührungen, so „schnappt die Stimme über“ wegen Bildung von Knotenpunkten. *Heiserkeit.*

Selbst bei totaler Exstirpation des Kehlkopfes, — nach welcher der Patient durch eine Trachealkanüle atmete und keine Luft durch die Mundhöhle entweichen konnte, hat man die Wiedererlangung einer gut vernehmbaren Stimme (und Sprache) beobachtet. Der Patient füllte den durch die Wegnahme des Larynx erzeugten Hohlraum mit Luft und preßte letztere durch eine verengte Stelle oberhalb desselben in die Mundhöhle hinein, wodurch ein monotones, jedoch auffallend stimmähnliches Stenosengeräusch entstand (*Landois* u. *Strübing*[25]). *Stimme nach Exstirpation des Kehlkopfes.*

Lähmung des Gaumensegels bewirkt (ebenso wie Perforation und angeborene Spaltung) nasales Timbre aller Vokale; dazu Erschwerung der normalen Bildung der Konsonanten der dritten Artikulationsstelle; die Resonanten treten sehr stark hervor, während die Explosiven wegen des Entweichens der Luft durch die Nase geschwächt sind.

Die Lähmungen der Zunge erschweren das I; — E und Ä sind weniger leicht ausführbar; daneben muß die Bildung der Konsonanten der zweiten und dritten Artikulationsstelle gestört sein. Doch sollen Menschen selbst mit bedeutenden Zungendefekten wieder eine verständliche Sprache erworben haben.

Lähmung der Lippen (N. facialis) beeinträchtigt die Bildung der Konsonanten der ersten Artikulationsstelle. Auch die Hasenscharte ist hier zu berücksichtigen. — Bei Verstopfung der Nase nimmt die Sprache den sogenannten „gestopften Mundton“ an. Die Bildung der Resonanten auf normalem Wege hört natürlich auf.

240. Vergleichendes. — Historisches.

Das Stimmorgan der Säuger ist im wesentlichen dem menschlichen gleich. Als besondere Resonanzorgane dienen einigen Affen (Orang-Utan, Mandrill, Pavian, Makakus, Mycetes) große, mit Luft aufblähbare Säcke, die zwischen Kehlkopf und Zungenbein einmünden. — Die Wale sind stimmlos. *Stimme der Säugetiere,*

Die Vögel besitzen 2 Kehlköpfe, von denen der untere, an der Teilung der Luftröhre gelegen, für die Stimmbildung in Betracht kommt. Zwei in je einen Bronchus hineinragende Schleimhautfalten (bei Singvögeln 3) werden durch 1—5—6 Muskelpaare gespannt und genähert und dienen zur Tonerzeugung. *der Vögel,*

Unter den Reptilien vermögen die Schildkröten, weil ihnen die Stimmbänder fehlen, nur ein schnaubendes Blasen hervorzubringen, das bei Emys zu einem eigentümlichen Pfeifen sich steigern kann. Die Blindschleichen sind völlig stimmlos; die Chamäleone und Eidechsen zeigen eine sehr schwache Stimmbildung; die Kaimans und Krokodile vermögen ein Gebrüll auszustoßen, doch geht manchen ausgewachsenen Krokodilarten (wegen Veränderung des Kehlkopfes) die Stimme verloren. Den Schlangen fehlen besondere Apparate zur Stimmbildung: indem sie aus ihrer geräumigen Lunge die Luft durch den Kehlkopfseingang ausstoßen, erzeugen sie ein Zischen, welches mitunter überraschend laut und rauh werden kann (Puffotter, Brillenschlange). — Unter den Amphibien besitzen die Frösche einen Kehlkopf mit Stimmbändern und Muskeln. Bei schwachem Anblasen erzeugen sie (ohne Muskelwirkung) tiefe, intermittierende Töne; bei starkem Anblasen und Contraction des Kehlkopfschließers erfolgt ein heller kontinuierlicher Ton. Bei Rana esculenta besitzen die Männchen an den Mundwinkeln jederseits eine aufblähbare, klangverstärkende Schallblase: bei den Laubfröschen legen sich diese beiden in der Mittellinie zu einem Kehlsacke nebeneinander. Unter den Krötenfröschen kommen meist schwächere Laute vor, unter denen der glockenartige Ton des Bombinator merkwürdig ist; die echten Kröten geben schwache Töne von sich. Eigentümlich ist das Stimmorgan der Wabenkröte (Pipa): im Innern des großen Kehlkopfes ragen 2 Knorpelstäbchen frei hervor: diese werden durch den Luftzug in Vibration versetzt und tönen so wie vibrierende Stäbe oder wie die Branchen einer Stimmgabel. Die Molche geben nur selten einen kurzen, Uik-lautenden Ton von sich. Unter den Fischen kommen Lautäußerungen vor, entweder durch Reibung der oberen und unteren Schlundknochen gegeneinander, oder durch Vibrieren von Stacheln des Körpers, die durch Muskeln bewegt werden, oder durch Entweichen der Luft aus der Schwimmblase, oder aus Mund und After (pag. 209). Endlich können auch Muskelgeräusche der Fische wahrnehmbar werden (*L. Landois*[26]) (pag. 508). *der Reptilien,* *der Amphibien,* *der Fische,*

Unter den Wirbellosen vermögen die Insekten teilweise durch Ausstoßen der Exspirationsluft aus den Stigmen, welche mit muskelausgerüsteten Zungenwerken versehen *der Insekten.*

sind, Töne zu erzeugen (z. B. Immen, viele Dipteren u. a.). Daneben tönen oft die Flügel durch rapide Bewegung ihrer Muskeln (Fliegen, Käfer, Immen) (*H. Landois*[27]). Der Totenkopf (Sphinx atropos) tönt durch Ausstoßen von Luft aus dem Saugmagen. Bei anderen werden Geräusche durch Reibung der Schenkel an den Flügeldecken (Acridium), oder der Flügeldecken aneinander (Gryllus, Locusta), oder der Brust (Cerambyx), der Schenkel (Geotrupes), ferner des Abdomens an dem Flügelrand (Nekrophorus), der Unterflügel an den Flügeldecken (Pelobius) erzeugt (*H. Landois*[27]). Bei den Cikaden vibrieren Trommelhäute, welche durch Muskeln gezupft werden. Reibegeräusche kommen zwischen Cephalothorax und Abdomen noch bei einigen Spinnen (Theridium) vor (*H. Landois*[27]), bei einigen Krebsen (Palinurus) auch an den Scherenfüßen. Bei den Lungenschnecken (Helix) kommt es beim Entweichen der Luft zu einer Art Stimme (*H. Landois*[27]); endlich vermögen einige Muscheln (Pecten) durch Aufeinanderschlagen der Schalen zu tönen.

Spinnen, Krebse, Schnecken, Muscheln.

Historisches. **Historisches.** — Der Schule des *Hippokrates* war bekannt, daß die Durchschneidung der Luftröhre die Stimmbildung aufhebt. *Aristoteles* macht zahlreiche Mitteilungen über die Stimme der Tiere. Der wahre Einblick in die Ursachen der Stimmbildung ist jedoch sowohl ihm, wie auch noch dem *Galenus* verborgen. Letzterer vergleicht die Stimmbänder mit der Zunge einer Schalmei. Das Erlöschen der Stimme in hohen Schwächezuständen, zumal nach Blutverlusten, war den Alten bekannt. *Galen* sah Stimmlosigkeit nach Anlegung des doppelten Pneumothorax, ferner nach Durchschneidung der Intercostalmuskeln oder ihrer Nerven, sowie nach Zerstörung des oberen Rückenmarkes (selbst dann, wenn das Zwerchfell noch funktionierte). Er nennt bereits die Kehlkopfsknorpel mit ihren noch heute gebräuchlichen Namen, kennt einige Kehlkopfmuskeln und gibt an, daß die Stimme nur dann ertöne, wenn die Stimmritze sich verenge. Sehr richtig unterscheidet er Stimme und Sprache. — *Dodart* (1700) erklärt zuerst das Entstehen der Stimme durch das Vibrieren der Stimmbänder infolge der durch die Glottis streichenden Luft; bei vermehrter Spannung der Bänder nehme die Höhe der Stimme zu. — Der Pariser Professor *Ferrein* gab 1741 zuerst richtig an, daß die Weite der Stimmritze ohne Einfluß auf die Höhe des Stimmtones ist, sondern nur die Spannung der Stimmbänder; er brachte zuerst ausgeschnittene Kehlköpfe durch Anblasen zur Klanggebung.

Die Lautlehre war schon bei den alten Indiern, weniger bei den Griechen, dann aber bei den Arabern gepflegt. *Pietro Ponce* erteilte zuerst Taubstummen Sprachunterricht († 1584). Weiterhin studierte *Bacon* (1638) die Konfiguration des Mundes bei der Aussprache der verschiedenen Laute, ferner *Joh. Wallis* (1653) zum Teil für den Taubstummenunterricht, ebenso *Conr. Ammann* (1692). *Kratzenstein* (1781) stellte zuerst künstliche Vokale her, indem er an ein frei durchschlagendes Zungenwerk verschieden geformte Ansatztrichter befestigte. — Der Wiener Hofrat *Wolfg. v. Kempelen* baute (1769—1791) die erste sprechende Maschine. Als Stimmwerk diente eine durch einen Blasebalg bewegte, auf Leder aufschlagende Elfenbeinzunge. Im ganzen gelangen die Konsonanten wohl: die Aspiraten stellte er durch pfeifende und zischende Ansatzröhren, die Explosivae durch klappenartige Vorrichtungen dar, R durch ein auf der Elfenbeinzunge tanzendes Stäbchen usw. Die Vokale erzeugte er durch einen Schalltrichter, dessen Hohlraum er durch Handbewegung veränderte: A, O, U gelangen wohl, E schwieriger, I äußerst unvollkommen. Das ganze Werkzeug wurde durch einen Blasebalg angeblasen, während die Rechte durch Heben von Ventilen, die Linke durch Veränderung des Schalltrichters die Maschine „spielten". *Wolfg. v. Kempelen* gibt richtig an, daß Spannung der Stimmbänder und Verengerung der Glottis zusammen stattfinden; ihm verdanken wir noch viele andere scharfsinnige Beobachtungen über die Bildung der Sprachlaute. — *F. H. Du Bois-Reymond* gab 1812 ein natürliches System der Konsonanten. — *Rob. Willis* (1828) fand, daß eine elastische, schwingende Feder je nach der Tiefe oder Höhe ihres Tones die Vokale in der Reihe U, O, A, E, I angibt, ferner daß man auch durch Verlängerung oder Verkürzung eines künstlichen Ansatzrohres an einem Stimmwerk in gleicher Folge die vokalartigen Laute erzeugen könne.

Sprachmaschine.

Literatur (§ 233—240).

1. Zusammenfassende Darstellung: *Grützner:* Hermanns Handbuch d. Physiologie. Leipzig 1879, **1**, 2. E. P. **1**, 2, 1902, 466. *Nagel* in Handb. d. Physiol. **4**, 1908, 691. — 2. *v. Helmholtz:* Die Lehre von d. Tonempfindungen. Braunschweig 1862. 6. Ausgabe 1913. — 3. *Musehold:* Arch. f. Laryngol. **7**, 1898, 1. — 4. *Nagel* in seinem Handb. d. Physiologie. Braunschweig 1908. **4**, 735. — 5. *J. Müller:* Handb. d. Physiol. d. Menschen. Coblenz 1840. 2, 133. — 6. *Will:* In.-Diss. Königsberg 1895. — 7. *Semon* u. *Horsley:* Brit. med. journ. 1886, 405. D. m. W. 1890, 672. — 8. *Semon:* Archives of Laryngol. **2**, 1881. B. k. W. 1883, Nr. 46. — 9. *Fränkel* u. *Gad:* C. P. **3**, 1889, 49. — 10. *Scheeh:* Z. B. **9**, 1873, 277. — 11. *Kiesselbach:* Monatsschr. f. Ohrenheilkunde. **23**, 1889, 58. — 12. *C. Mayer:* Nova

acta Acad. Leopold. Carol. **20**, 659. — 13. *Grützner:* Hermanns Handb. d. Physiol. **1**, 2, 43. — 14. *Walton:* J. o. P. **1**. 1879, 303. — 15. *Oertel:* D. m. W. **16**, 1878, 81 u. 99. Beitr. z. Biologie. Festschrift f. Bischof 1882, 25. Arch. f. Laryngol. **3**, 1894. — 16. *Spiess:* Arch. f. Laryngol. **7**, 1897, 148. — 17. *Kuttner* u. *Katzenstein:* A. P. 1899, 274. — 18. *Scheier:* Arch. f. Laryng. **7**. 1897. D. m. W. 1897. — 19. *Grützner:* Hermanns Handbuch d. Physiol. **1**, 2, 63. — 20. *Rethi:* S. W. A. **105**, 1896. **106**, 1897. Wien. klin. Rundschau 1897. — 21. *Auerbach:* Annal. d. Physik. N. F. **3**, 1878, 152. — 22. *Hartmann:* Rhinoskopie u. Pharyngoskopie. 2. Aufl. 1879, 191. — 23. *Saenger:* P. A. **63**, 1896, 301. **66**, 1897, 467. — 24. *Grützner:* Hermanns Handbuch d. Physiol. Leipzig 1879. **1**, 2, 204. — 25. *Landois* u. *Strübing:* Archiv f. klin. Chirurg. **38**, 1888, 143. *Strübing:* D. m. W. 1888, 1001. — 26. *L. Landois:* Mitteil. aus d. naturwiss. Verein von Neu-Vorpommern u. Rügen. **5**, 1874. — 27. *H. Landois:* Tierstimmen. Freiburg i. B. 1874.

Allgemeine Nervenphysiologie und Elektrophysiologie.

241. Aufbau des Nervensystems.

Das Gewebe des Nervensystems besteht, abgesehen von dem Stützgewebe (Gliazellen, Gliafasern), aus Nerven- oder Ganglienzellen und den Nervenfasern. Die Nervenfasern sind Fortsätze der Nervenzellen.

Ganglienzellen.

I. **Die Nerven- oder Ganglienzellen** — finden sich teils als große (bis 150 μ, protoplasmareiche, mit bloßem Auge sichtbare, in den Vorderhörnern des Rückenmarkes), teils als kleine (4 bis 9 μ, protoplasmaarme, in den Hinterhörnern, vielen Stellen des Groß- und Kleinhirns, in der Retina), kugelige, ovoide oder birnförmige Zellen mit einem oder mehreren Fortsätzen (s. unten).

Zellkörper.

Der Zellkörper ist hüllenlos, er enthält einen relativ großen Kern mit Kernkörperchen. Häufig findet sich in der Zelle gelbes oder braunes feinkörniges Pigment, entweder an einer besonderen Stelle angehäuft oder durch die ganze Zelle verbreitet; in den Ganglienzellen junger Individuen ist das Pigment meist nur spärlich, reichlich bei alten Individuen. Im Innern der Zellsubstanz zeigen sich bei der Behandlung mit fällenden und färbenden Mitteln (Alkoholmethylenblau) färbbare, granulierte, schollenförmige Substanzportionen, welche nach ihrem Entdecker *Nissl*[1]-Körper oder Tigroidkörper genannt werden; sie treten in verschiedenen Nervenzellen verschieden, aber wohl charakterisiert auf (Fig. 165. *3*). Eine konzentrisch-parallelstreifige Anordnung dieser Körper findet sich in den motorischen Ganglienzellen. (Über die Veränderungen der *Nissl*-Körper unter verschiedenen Einwirkungen s. pag. 559.)

Nisslkörper.

Die Zwischensubstanz zwischen den Körperchen zeigt eine fibrilläre Struktur von verschiedenem Typus in den verschiedenartigen Ganglienzellen (Fig. 166. *1*). Die Fibrillen gehen in die Nervenfortsätze hinein. Fibrillen und *Nissl*sche Körperchen sind in eine unfärbbare Grundsubstanz eingebettet.

Fortsätze.

Unter den Fortsätzen der Ganglienzellen unterscheidet man den Achsencylinderfortsatz (Axon, Neurit) und die Protoplasmafortsätze (Dendriten).

Achsencylinderfortsatz.

Der Achsencylinderfortsatz (Fig. 165. *1* u. *2*) entspringt von der Zelle mit einem konisch sich verschmälernden Anfangsteil und verläuft dann in gleichbleibender Stärke weiter; er setzt sich peripher direkt in den Achsencylinder einer Nervenfaser fort. Während seines Verlaufs innerhalb der Centralorgane gibt der Achsencylinderfortsatz hier und da zarte Zweige ab, welche „Collateralen“ genannt werden. Diese verzweigen sich bis in feinste „Endbäumchen“ (Telodendrien), deren Zweige zwischen die Elemente der Centralorgane eindringen.

Protoplasmafortsätze.

Die Protoplasmafortsätze (Fig. 165. *1* u. *2*) entspringen in sehr verschiedener Anzahl und Stärke aus dem Zelleibe und verteilen sich bald nach ihrem Austritte, einem reichverästelten Wurzelwerke ähnlich, in zahlreiche feinste varikös aussehende Fäserchen. Die als eine Gruppe zusammengehörigen Terminalzweige eines Dendriten werden ebenfalls als Endbäumchen oder Telodendrien bezeichnet.

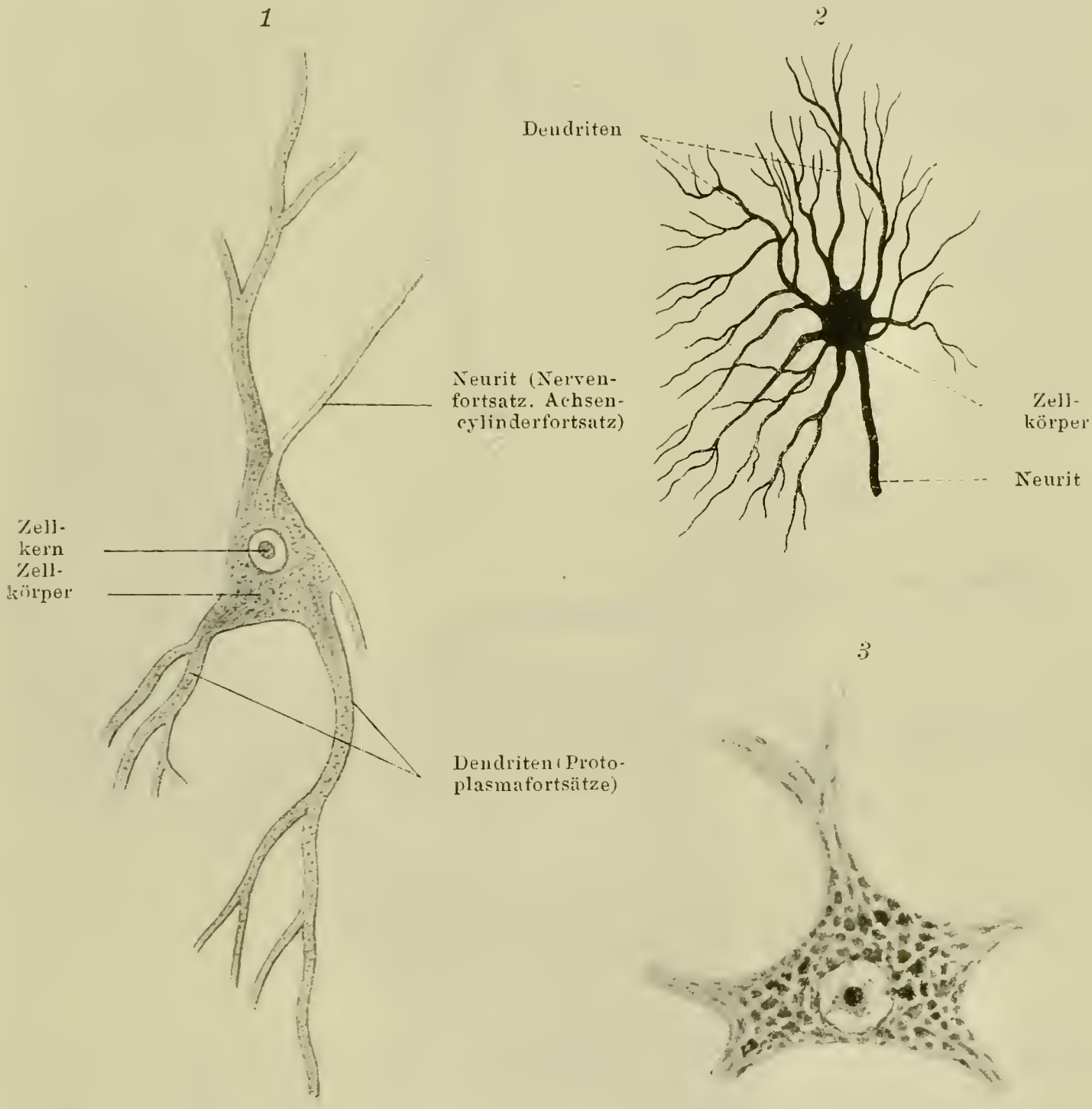
Unter den verschiedenen Arten der Ganglienzellen seien die folgenden besonders hervorgehoben:

Ganglienzellen der motorischen Kerne.

1. Die Ganglienzellen der motorischen Kerne (in den Vorderhörnern des Rückenmarks und in den motorischen Kernen der Hirnnerven) sind große Zellen mit vielen Protoplasmafortsätzen und einem Achsencylinderfortsatz, der peripher in eine motorische Nervenfaser übergeht.

2. Die Ganglienzellen der sensiblen Ganglien (Spinalganglien, Ggl. semilunare n. trigemini, geniculi n. facialis, vestibulare, spirale n. acustici, petrosum n. glossopharyngei, jugulare et nodosum n. vagi) — sind birnförmige Zellen mit einer sich verjüngenden Verlängerung, welche sich T-förmig in zwei divergierende Fortsätze teilt: der eine Fortsatz geht in eine periphere, sensible Nervenfaser über, leitet also cellulipetal, der andere Fortsatz verläuft cellulifugal in das Centralorgan hinein (bei den Spinalganglien als hintere Wurzelfaser in das Rückenmark). Die Zelle und der Fortsatz derselben sind von einer *Schwann*schen Scheide (vgl. unten, II, 3) umgeben. Protoplasmafortsätze sind nicht vorhanden. *Ganglienzellen der sensiblen Ganglien.*

Fig. 165.



1 Motorische Ganglienzelle aus dem Vorderhorn des menschlichen Rückenmarks. — *2* Ganglienzelle aus dem sympathischen Nervensystem. — *3* Multipolare Nervenzelle aus dem Vorderhorn des Kaninchenrückenmarks.

Die Spinalganglienzellen sind beim Embryo deutlich bipolar, indem noch die beiden Fortsätze voneinander getrennt vom Zellkörper abtreten, ebenso verhält es sich bei niederen Wirbeltieren, z. B. in den Spinalganglien der Rochen und Haie, sowie im Ggl. Gasseri des Hechtes (vgl. Fig. 166. *2*).

3. Die Ganglienzellen der sympathischen Ganglien (außer den Ganglien im Gebiete des N. sympathicus noch das Ggl. ciliare, sphenopalatinum, oticum, submaxillare), haben zahlreiche Dendriten und einen Neuriten, der zu einer marklosen Nervenfaser mit Neurilemma wird (postganglionäre Faser, vgl. § 272). Die vom Centralorgan zu den sympathischen Ganglien hintretenden Nervenfasern (präganglionäre Faser) umspinnen die Zellen mit feinsten Geflechten. *Ganglienzellen der sympathischen Ganglien.*

Ganglienzellen mit umsponnenen Fasern.

Im Sympathicus des Frosches finden sich Ganglienzellen mit umsponnenen Fasern. Aus der birnförmigen Zelle geht nach einer Richtung ein marklos bleibender Fortsatz hervor, welcher sich vielleicht weiterhin in zwei Äste teilt. Außerdem hängt auf der Oberfläche der Zelle mit einem äußerst zarten Netzwerk feinster Fasern eine zweite Nervenfaser zusammen, welche spiralig die erste umrankt und weiterhin in eine andere Richtung des Verlaufes übergeht und eine markhaltige Faser bildet. Eine kernhaltige Hülle überkleidet Zelle und Fortsätze. Man hält die gerade Faser für cellulifugal-, die gewundene für cellulipetalleitend.

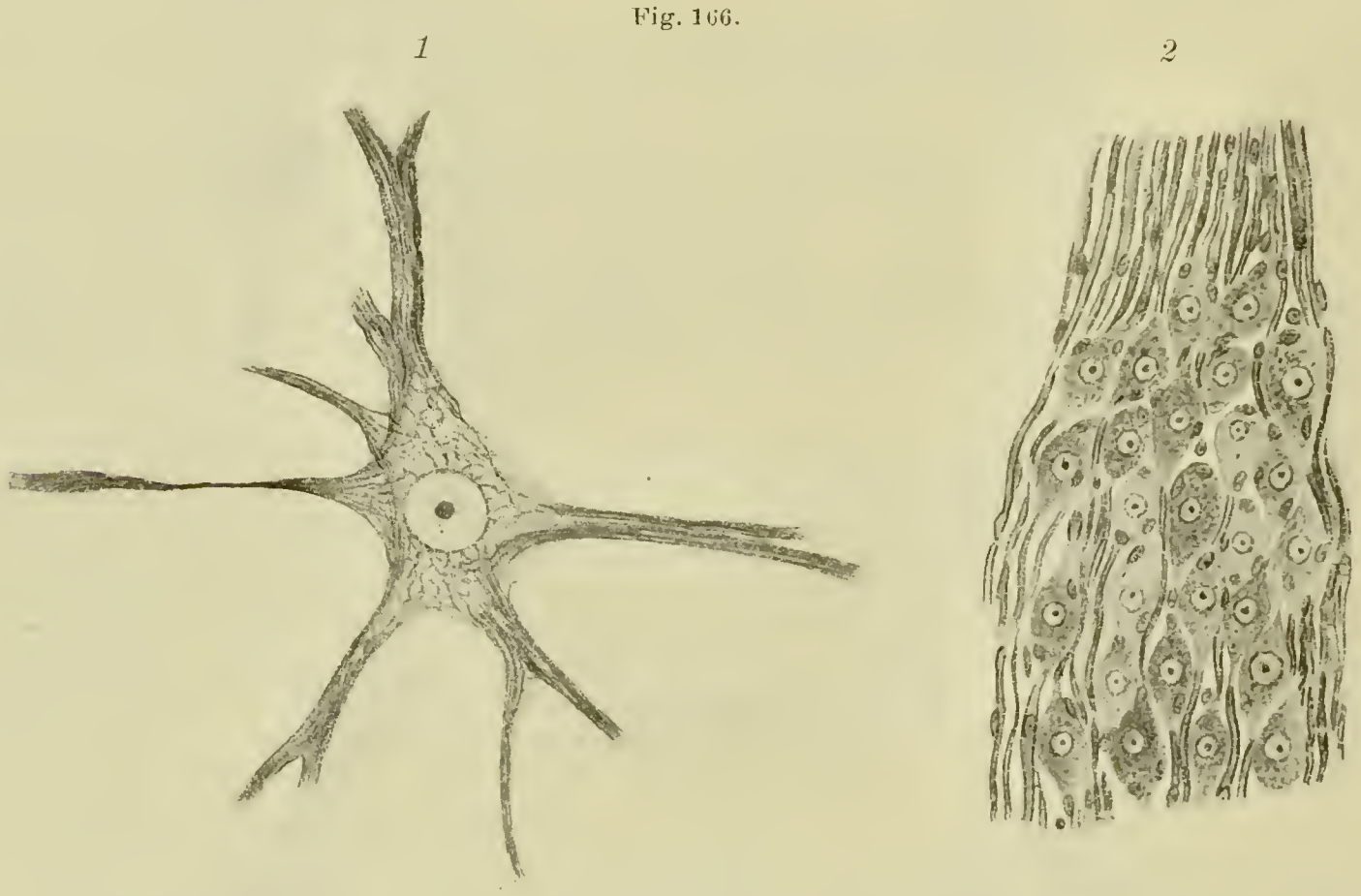
Nervenfasern.

II. **Die Nervenfasern** — treten in verschiedenen Formen auf:

Primitivfibrillen.

1. Die einfachste Form der Nervenfasern sind die nur bei starker Vergrößerung sichtbaren Primitivfibrillen oder Achsenfibrillen: zarte, in einigen Abständen leicht varikös oder spindelförmig verdickte Fäserchen (Leichenerscheinung), die besonders nach Einwirkung von Goldchlorid durch Bräunung erkannt werden. Sie treten teils in der Nähe der Endausbreitung der Nerven auf, hervorgegangen aus der Zerfaserung des Achsencylinders, wie z. B. in dem Stratum der Opticusfasern in der Retina, in der Endverbreitung der Olfactoriusfasern, ferner in netzartiger Verbindung an

Fig. 166.



1 Multipolare Nervenzelle aus dem Vorderhorn des Kaninchenrückenmarks. — *2* Bipolare Nervenzellen aus dem Ganglion spirale der Katze.

der Endausbreitung im glatten Muskelgewebe (pag. 468); teils finden sie sich in der grauen Substanz des Hirns und Rückenmarks als feinste Ausläufer zerteilter Dendriten.

Nackte Achsencylinder.

2. Nackte Achsencylinder — (Fig. 167. *2*) stellen Bündel der Primitivfibrillen dar, die als zarteste Längsstreifung mit zwischengestreuten feinen Körnchen erscheinen. Man trifft sie in deutlichster Weise als Neurit centraler Ganglienzellen (Fig. 165. *1* u. *2*). Im embryonalen Leben sind sämtliche im centralen Nervensystem vorhandenen Nervenfasern nackte Achsencylinder.

Marklose Fasern.

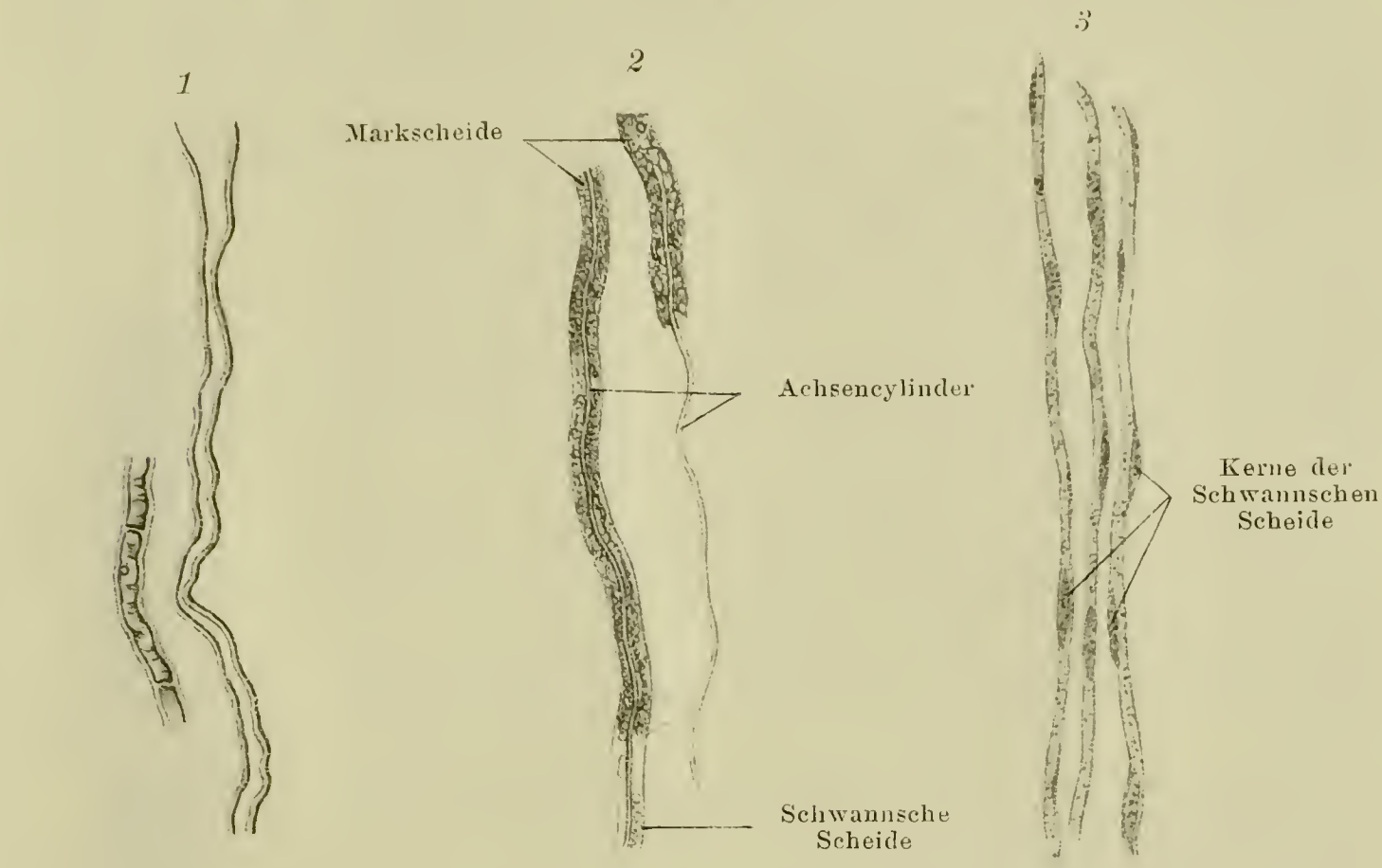
3. Achsencylinder, umhüllt mit dem Neurilemma oder der *Schwann*schen Scheide (3,8—6,8 μ breit), marklose oder graue Nervenfasern genannt (Fig. 167. *3*). Die Scheide dieser Nervenfasern ist eine mit ovalen Kernen hin und wieder besetzte, zarte, aus platten zusammengefügten Zellen hervorgegangene elastische Hülle. Diese Fasern finden sich vielfach im N. sympathicus. Alle peripheren Nerven im embryonalen Leben sowie die Nerven der meisten Wirbellosen sind von dieser Bauart. An manchen Stellen liegen mehrere Achsencylinder in einer Scheide. Man nennt diese *Remak*sche Fasern; sie finden sich zumal in den sympathischen und in dem Riechnerven.

Markhaltige (variköse) Fasern.

4. Achsencylinder, nur von einer Markscheide überkleidet, finden sich in der weißen und grauen Substanz der Centralorgane, ferner im N. opticus und acusticus. Sie

zeigen nach dem Tode die Neigung, variköse und bucklige Verdickungen zu erzeugen (infolge der Markgerinnung), weshalb sie auch variköse Fasern genannt werden. Osmiumsäure wirkt unvollkommen auf sie ein; sonst zeigt das Mark dieselben Eigenschaften wie bei den Fasern der folgenden Kategorie.

Fig. 167.



1 Markhaltige Nervenfasern, durch Zerzupfen eines peripheren Nerven in Kochsalzlösung dargestellt. — *2* Markhaltige Nervenfasern; der Achsencylinder ist durch Einwirkung von *Müller*scher Flüssigkeit sichtbar gemacht. — *3* Marklose Nervenfasern mit *Schwann*scher Scheide aus dem Grenzstrang des sympathischen Nervensystems. — *4* Senkrechter Durchschnitt durch einen Teil des Nervus medianus des Menschen.

Markhaltige Fasern mit Schwannscher Scheide.

Achsencylinder.

5. Den kompliziertesten Bau zeigen die in den cerebrospinalen Nerven vorherrschenden, aber auch im N. sympathicus vereinzelt vorkommenden markhaltigen Fasern mit *Schwann*scher Scheide (Fig. 167. *1* u. *2*). Die Breite wechselt von 1,0—22,6 μ. Als das eigentlich „Nervöse“ dieser Fasern ist der etwa $^1/_4$—$^1/_5$ der Breite einnehmende Achsencylinder zu bezeichnen, der wie der Docht in der Kerze vom Nervenmark umhüllt liegt. Gewöhnlich ist er etwas abgeplattet, liegt mitunter auch etwas exzentrisch. Er ist aus einzelnen Fibrillen zusammengesetzt; zwischen den Fibrillen befindet sich eine Flüssigkeit: das Neuroplasma, Axoplasma oder die Perifibrillärsubstanz.

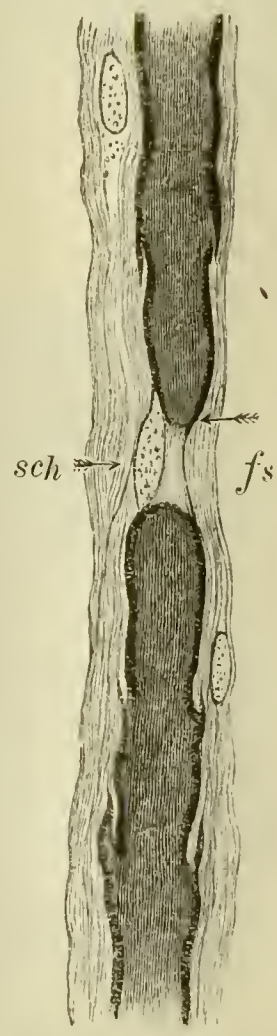
Markscheide. Den Achsencylinder umgibt die Markscheide, die im frischen Zustande völlig homogen und stark lichtbrechend, dabei von flüssiger Konsistenz ist, so daß sie aus den Schnittenden der Fasern in kugeligen Tropfen hervorquillt. Nach dem Tode jedoch, oder unter der Einwirkung heterogener Flüssigkeiten zieht sich das Mark zuerst etwas von der Hülle zurück, wodurch die Faser „doppeltkonturiert" erscheint, — dann zerfällt die Substanz durch eine Art Emulsionierung in teils größere, teils kleinere Tropfen. So kommt es in der Nervenfaser zur Bildung eigentümlicher zerklüfteter Massen, die der Faser ihr charakteristisches Aussehen verleihen. Die Substanz der Markscheide ist besonders reich an Cerebrin und Lecithin, die in warmem Wasser aufquellend ähnliche Formen (die man wohl auch als „Myelinformen" bezeichnet hat) annehmen; Äther, Chloroform, Benzin geben durch Auflösung der fettähnlichen Bestandteile (§ 242. 2) den Fasern eine größere Durchsichtigkeit; — Osmiumsäure schwärzt sie.

Unmittelbar der Markscheide liegt äußerlich die *Schwann*sche Scheide oder das Neurilemma an: eine zarte, strukturlose, dem Sarcolemma ähnliche Membran. Sie enthält zerstreut oblonge, leicht tingierbare Kerne. Die *Schwann*sche Seheide zeigt (bei dickeren Fasern in etwas längeren, bei dünneren in etwas kürzeren Abständen) die *Ranvier*schen „Schnürringe" (Fig. 168 *fs*). Es sind dies ringförmige Einschnürungen, an denen das Mark fehlt; zwischen zwei Schnürringen liegt jedesmal ein Kern.

Schwann'sche Scheide.

Ranviers Schnürringe.

Fig. 168.



Markhaltige Nervenfaser mit Osmium geschwärzt. — *fs Ranvier*scher Schnürring, — *sch Schwann*sche Scheide (nach *Eichhorst*).

Die inneren Hornscheiden. Nach *Ewald* u. *W. Kühne*[2] ist endlich noch sowohl der Achsencylinder, als auch die Markscheide von einer äußerst zarten, aus Neurokeratin bestehenden Hornseheide überzogen. Beide stehen durch die Substanz des Markes hindurch vermittelst querer oder schräger stulpenförmiger Brücken in Verbindung, welche das Mark zwischen zwei Schnürringen in eine Anzahl hintereinander liegender Abschnitte teilen: *Lautermann*sehe Einkerbungen oder Stulpen (Fig. 168).

Teilung der Nerven. Die Nervenfasern verlaufen in den Stämmen ungeteilt; ihrer Endverbreitung sich nähernd, gabeln sie sich meist in zwei, seltener in mehrere gleichbleibende Fasern.

Bei Tieren gestalten sich die Nervenhüllen mitunter noch komplizierter: so ist an dem elektrischen Nerven des Zitterwelses (§ 257) eine so reichliche Schichtung *Schwann*scher Scheiden um die einzige Nervenfaser herum vorhanden, daß diese die Dicke einer Stricknadel erreicht.

Aufbau des Nervensystems. Über den Aufbau des Nervensystems aus den histologischen Elementen (Ganglienzellen und Nervenfasern) und über die Beziehungen zwischen den einzelnen Ganglienzellen untereinander, resp. zwischen dem Achsencylinderfortsatz der einen Ganglienzelle und anderen Ganglienzellen stehen sich zwei Anschauungen gegenüber.

Neuronentheorie. 1. Die Neuronentheorie (*Waldeyer*[3], *v. Lenhossék*[4], *Verworn*[5]) faßt die Ganglienzelle mit allen ihren Fortsätzen (Protoplasmafortsätze und Achsencylinderfortsatz einschließlich des Achsencylinders der peripheren Nervenfaser bis an sein Ende) als eine celluläre Einheit auf, die als Neuron *(Waldeyer)* bezeichnet wird. Das Nervensystem ist aus lauter einzelnen Neuronen aufgebaut, die voneinander überall streng geschieden sind; nur dadurch, daß die Endausläufer (Endbäumchen, Telodendrien) des Achsencylinders einer Nervenfaser sich eng an eine andere Ganglienzelle, resp. an die Endausläufer ihrer Protoplasmafortsätze anlegen, stehen die einzelnen Neuronen durch Kontakt (Kontiguität) miteinander in Verbindung; ein kontinuierlicher Übergang von Elementen des einen Neurons in das andere kommt nicht vor. — Auch entwicklungsgeschichtlich ist das Neuron eine Einheit; aus den Neuroblasten, den embryonalen Anlagen der Ganglienzellen, entwickeln sich diese mit allen ihren Fortsätzen, indem die Fortsätze von der Zelle aus in ihre spätere Bahn hineinwachsen (*His*[6], *Ramón y Cajal*[7], *Harrison*[8]).

Endlich sind auch in ihrer Ernährung die Achsencylinderfortsätze auf den Zusammenhang mit der Ganglienzelle angewiesen; wird eine Nervenfaser von der Ganglienzelle abgetrennt, aus der ihr Achsencylinder entspringt, so geht der Teil des Neuron, der nicht mehr mit der Ganglienzelle in Verbindung steht, zugrunde, und eine Regeneration kann nur von der Ganglienzelle aus erfolgen (vgl. § 245. 4).

Gegner der Neuronentheorie.

2. Die Gegner der Neuronentheorie (*Nissl*[9], *Bethe*[10], *Schenck*[11], *Pflüger*[12]) behaupten im Gegensatz zu der Anschauung von einem Aufbau des Nervensystems aus einzelnen voneinander getrennten Einheiten den kontinuierlichen Zusammenhang aller reizleitenden Teile des Nervensystems. Nach den Untersuchungen von *Apathy*[13] und *Bethe*[10, 14] sind die Neurofibrillen dasjenige Element, welches den kontinuierlichen Zusammenhang herstellt; sie ziehen ohne Unterbrechung an irgend einer Stelle von den reizaufnehmenden Organen (Sinnesorganen) in der Bahn der centripetalen Nerven zu den Centralorganen, durch diese hindurch und in den centrifugalen Nerven zu den Erfolgsorganen (Muskeln, Drüsen). In den Bahnen der centripetalen und centrifugalen Nerven verlaufen die Neurofibrillen durchaus isoliert voneinander, ohne Verbindung zwischen den einzelnen Fibrillen; an der Peripherie, in den innervierten Organen, und vor allen Dingen in den Centralteilen aber bilden sie Netze oder Gitter, die zum Teil in den Ganglienzellen, zum Teil aber auch außerhalb der Ganglienzellen liegen (Neuropil, centrales Grau).

Auch entwicklungsgeschichtlich bildet das „Neuron“ nach dieser Auffassung keine Einheit: die Achsencylinder der Nervenfasern entstehen nicht durch Auswachsen aus der Ganglienzelle, sondern werden an Ort und Stelle aus einzelnen miteinander verschmelzenden Zellen gebildet (*Hensen*[15], *O. Schultze*[16]), erst nachträglich treten sie mit der Ganglienzelle in Verbindung.

Endlich wird auch die trophische Abhängigkeit der Nervenfaser von der Ganglienzelle geleugnet; nach *Bethe*[10] kann, jedenfalls bei jungen Tieren, nach Durchtrennung einer Nervenfaser und Degeneration des peripheren Stückes dieses sich aus sich heraus bis zu vollständiger Leitfähigkeit regenerieren, ohne daß die Verbindung mit der Ganglienzelle wieder hergestellt ist (vgl. § 245. 4).

In nahem Zusammenhang mit den voneinander abweichenden Vorstellungen von dem Aufbau des Nervensystems und den Beziehungen der einzelnen Teile desselben unter sich steht die Frage nach der Verteilung der physiologischen Vorgänge auf die verschiedenen Elemente des Nervensystems. Wir haben zwei Arten von Vorgängen im Nervensystem zu unterscheiden: Leitungsvorgänge und centrale Vorgänge. Unter der letzteren Bezeichnung kann man zusammenfassen: die Übertragung des Reizes von einer centripetalen auf eine centrifugale Nervenfaser, die automatische Reizerzeugung, endlich die mit Bewußtsein verbundenen, psychischen Vorgänge (Empfinden, Wollen, Denken). In den peripheren Nervenfasern spielen sich immer nur Leitungsvorgänge ab; niemals vollzieht sich hier auch nur der einfachste jener oben als „central“ bezeichneten Vorgänge, die Reizübertragung von einer Faser auf die andere, die centralen Vorgänge sind an die centralen Abschnitte des Nervensystems gebunden. Da die weiße Substanz des Centralnervensystems im wesentlichen den peripheren Nervensträngen analog gebaut ist, während allein die graue Substanz abweichend gebaut ist, ist man berechtigt, als den Sitz der centralen Vorgänge die graue Substanz anzusprechen. Dazu

Centrale Vorgänge.

Leitungsvorgänge.

Sitz der centralen Vorgänge in der grauen Substanz.

kommt noch, daß die graue Substanz durch charakteristische physiologische Eigentümlichkeiten von den peripheren Nervenfasern unterschieden ist. Die Nervenfasern leiten nach beiden Richtungen, in der grauen Substanz erfolgt die Leitung des Reizes immer nur nach einer Richtung. Die Reizleitung vollzieht sich in den Nervenfasern verhältnismäßig schnell, sehr viel langsamer in der grauen Substanz. Die periphere Nervenfaser und die weiße Substanz ist nur spärlich mit Blut versorgt und von der Blutzufuhr in hohem Maße unabhängig, sie ist außerordentlich schwer ermüdbar; dagegen hat die graue Substanz reichliche Blutversorgung, ist gegen Beeinträchtigung der Blutversorgung sehr empfindlich und in hohem Maße ermüdbar. Endlich wirken Gifte ganz verschieden auf die graue Substanz und die periphere Nervenfaser ein.

Als ein weiterer Unterschied zwischen grauer Substanz und Nervenfaser ist früher angegeben worden, daß die graue Substanz, aber nicht die Nervenfaser, die Fähigkeit hat, schwache Reize, die einzeln appliziert unwirksam sind, bei ihrer Wiederholung zu wirksamen Reizen zu summieren. Nach den Untersuchungen von *Steinach*[17] kommt jedoch diese Fähigkeit auch den Nervenfasern zu, sie stellt überhaupt eine allgemein verbreitete Lebenserscheinung dar.

Nach einer bis vor kurzem so gut wie allgemein angenommenen Vorstellung ist der Sitz der centralen Vorgänge und jener physiologischen Eigentümlichkeiten der grauen Substanz die Ganglienzelle. Mit Recht haben dem gegenüber die Gegner der Neuronentheorie, vor allem *Bethe*[18] darauf hingewiesen, daß es sich dabei um eine Hypothese handelt (Ganglienzellenhypothese), für die ein einwandfreier Beweis nicht geliefert ist. Nachgewiesen ist nur, daß die centralen Vorgänge und jene oben erwähnten physiologischen Eigentümlichkeiten an die graue Substanz im allgemeinen gebunden sind, aber nicht, daß die Ganglienzelle im besonderen ihr Sitz ist. Es ist zunächst ebenso gut denkbar, daß ein anderer Bestandteil der grauen Substanz dafür in Betracht kommt; nach *Bethe* sind dies die Netze oder Gitter der Neurofibrillen: das Neuropil oder das centrale Grau.

Ganglienzellenhypothese.

Neuropil.

Bethes Versuch am Carcinus Maenas.

Daß die Ganglienzellen zum Zustandekommen centraler Vorgänge nicht notwendig sind, daß dafür vielmehr das Neuropil ausreicht, hat *Bethe*[19] bei einem Wirbellosen, bei dem die anatomischen Verhältnisse für den Nachweis günstig liegen, direkt erwiesen. Bei Carcinus Maenas verläuft der Nerv der 2. Antenne, der die centripetalen und centrifugalen Nervenfasern derselben enthält, zu einem Ganglienknoten, in dessen mittlerem Teile die Nervenfibrillen ein Netzwerk bilden (Neuropil), während die Ganglienzellen auf der Peripherie des Knotens aufsitzen. *Bethe* trennte den betreffenden Ganglienknoten von seinen Verbindungen mit dem übrigen Centralnervensystem und trug die periphere Schicht der Ganglienzellen vollständig ab; der Nerv der 2. Antenne stand also nur noch mit dem Neuropil in Zusammenhang, das frei von Ganglienzellen war. Nachdem die allgemeine Lähmung des Tieres infolge der Operation am nächsten Tage geschwunden war, zeigte die 2. Antenne den normalen Tonus (Haltung in normaler Lage), Reflexerregbarkeit (bei Berührung wird die Antenne flektiert, nachher wieder vorgestreckt), Summation schwacher, an sich unwirksamer Reize. Der einzige Unterschied gegen das normale Tier war eine Erhöhung der Reflexerregbarkeit. In den nächsten Tagen nimmt die Reflexerregbarkeit immer mehr ab und ist am 4. Tage verschwunden. Durch diesen Versuch ist bewiesen, daß die centralen Vorgänge nicht an das Vorhandensein der Ganglienzellen gebunden sind, sondern durch das Neuropil allein zustande kommen können.

Steinach[20] zeigte, daß beim Frosch die sensible Leitung noch stattfinden kann, wenn die Ganglienzellen des Spinalganglions durch Anämisierung zur Degeneration gebracht, ja sogar noch, wenn sie mit dem Messer entfernt worden sind.

Nissl[21] fand, daß die Ganglienzellen um so spärlicher sind im Verhältnis zur Entwicklung des centralen Grans, je höher die Entwicklungsstufe des Tieres ist.

242. Chemie der Nervensubstanz.[22]

Physikalische Eigenschaften der Nerven.

Eiweißkörper.

1. Eiweißkörper. — Sie finden sich hauptsächlich in der grauen Substanz und in den Achsencylindern; in der grauen Substanz mehr als die Hälfte, in der weißen etwa ein Viertel der festen organischen Stoffe.

Die Eiweißkörper sind teils in Wasser und Salzlösungen unlöslich (wie die Stromasubstanzen der Muskeln, pag. 474), teils löslich. Unter den löslichen Eiweißkörpern sind nachgewiesen zwei Globuline und ein Nucleoproteid. Das eine Globulin ist durch wenig Neutralsalze fällbar und koaguliert bei 47° C (es findet sich auch in Leukocyten, Muskeln und in der Leber); das andere fällt erst bei Sättigung mit Magnesiumsulfat und koaguliert bei 70° (es findet sich auch in den Leberzellen). — Das Nucleoproteid koaguliert bei 55—60° und wird aus wässerigem Gehirnextrakt durch Essigsäure gefällt (*Halliburton*[23]).

Ferner findet sich das dem Keratin verwandte S-reiche, P-freie Neurokeratin (*Ewald* u. *Kühne*[2]) in den Hornscheiden der Nervenfasern (pag. 554), nach künstlicher Trypsinverdauung der grauen Nervensubstanz übrig bleibend; Behandlung mit Kalilauge liefert daraus das reine Neurokeratin. Die Substanz der *Schwann*schen Scheide steht dem Elastin nahe (pag. 15), doch ist sie leichter in Alkali löslich. — Das Bindegewebe des Nerven gibt Leim.

In Äther lösliche Stoffe:

2. Die in Äther löslichen Fette und fettähnlichen Stoffe: die Myelinsubstanzen, hauptsächlich in der weißen Substanz:

Protagon.

a) das Protagon (*Liebreich*[24] 1865) — ein kompliziert zusammengesetzter, N- (?S-) und P-haltiger, leicht zersetzlicher Körper, vielleicht nur ein Gemenge der weiter unten angegebenen Stoffe (*Rosenheim* u. *Tebb*[25]); kommt nur in der Marksubstanz vor, fehlt in den Ganglienzellen.

Durch 85%igen Alkohol läßt es sich bei 45° C aus weißer centraler Nervenmasse extrahieren. Es ist in Äther, Eisessig und Benzol leicht, in kaltem Alkohol wenig löslich, krystallisiert in Blättchen. In Wasser quillt es opaleszierend. Beim Erhitzen auf 48° zersetzt es sich bereits. Beim Kochen mit Barytwasser liefert es einerseits die Zersetzungsprodukte des Lecithins (s. unten) und andrerseits eine Gruppe von Körpern, welche als Cerebroside zusammengefaßt werden: Cerebrin, Homocerebrin, Enkephalin (s. unten).

Auch Jecorin (vgl. pag. 271), eine dem Protagon ähnliche Verbindung (von Lecithin und Traubenzucker?) ist im Gehirn gefunden worden (*Baldi*[26]).

Cerebrin.

b) Das Cerebrin (*W. Müller*[27]) — (siehe vorstehend) entsteht als Zersetzungsprodukt des Protagons.

Weißes Pulver sphärischer, durchsichtiger, glatter Körnchen, N-haltig, P-frei, löslich in heißem Alkohol, Chloroform, Benzol; unlöslich in Äther oder Wasser. Bei anhaltendem Koehen mit verdünnter Schwefelsäure spaltet es Galaktose (§ 7. I, 2) ab. *Parcus*[28] trennte vom Cerebrin das homologe, leichter lösbare, in Nadeln krystallisierende Homocerebrin (= Kerasin) und das in heißem Wasser kleisterartig quellende, um 1 Mol. Wasser reichere Enkephalin.

Über weitere Gehirnbestandteile (Cerebron) und deren Spaltprodukte vgl. *Thierfelder*[29].

Lecithin.

c) Das Lecithin (pag. 19) — chemisch gebunden im Protagon (s. oben), und die Zersetzungsprodukte desselben: Cholin, Glycerinphosphorsäure, Palmitin-, Stearin-, Ölsäure.

Cholesterin.

d) Das Cholesterin (pag. 19 u. 276) — nur frei, nicht gebunden als Ester (*Bünz*[30], *Tebb*[31]), hauptsächlich im weißen Marke.

Fette.

Ob Neutralfett und Fettsäuren vorkommen, ist unsicher.

Durch Wasser extrahierbare Körper.

3. Extraktivstoffe —: Xanthin, Hypoxanthin, Guanin, Adenin, Harnsäure; Kreatin, Harnstoff(?); Neuridin, ein bei Fäulnis auftretendes Diamin (vgl. pag. 288); Inosit, Fleischmilchsäure.

Asche.

4. Anorganische Bestandteile. — In der Asche überwiegt Kali und Phosphorsäure.

Die graue Substanz ist wasserreicher (81—86%) als die weiße (68—72%), das Rückenmark enthält 68—76%, die Nerven 57—64% (*Halliburton*[23]). Quantitative Analysen der Nervensubstanz (*Baumstark*[32], *Petrowsky*[33], *Dimitz*[34]) sind bei der noch bestehenden Unsicherheit über die Zusammensetzung derselben von zweifelhaftem Wert. — Neurokeratin beträgt 0,3% in feuchten peripheren Nerven, 2,9% in feuchter weißer Hirnmasse (*Kühne* u. *Chittenden*[35]).

Reaktion der Nervenmasse.

Die ruhende Nervensubstanz reagiert neutral oder schwach alkalisch, — die tätige und abgestorbene sauer (*Funke*[36], *Langendorff*[37], *Müller* u. *Ott*[38]), und zwar durch das Auftreten von Fleischmilchsäure (*Moriya*[39]).

Nervenstarre.

Da die abgestorbenen Nerven konsistenter sind, so kommt postmortal in der Nervenmasse wohl eine der Muskelstarre (§ 214) vergleichbare Nervenstarre zur Ausbildung, bei welcher sich freie Säure abspaltet. Schnell bei 100° C „gebrühte“ frische Gehirne bleiben alkalisch (ebenso die Muskeln).

Mechanische Eigenschaften der Nerven.

Unter den mechanischen Eigenschaften der Nervenfasern ist beachtenswert — das Fehlen jeglicher elastischen Spannung bei den verschiedensten Haltungen der Körperteile. Man erkennt dies schon daran, daß durchschnittene Nerven sich nicht retrahieren und daß der Nerv sich auf seiner Oberfläche in zierliche makroskopisch sichtbare, zarte Querfalten legt („*Fontana*s Querstreifung“).

Die bedeutende Kohärenz — gegen Zug bewirkt es, daß bei gewaltsamem Abreißen von Gliedmaßen beim Menschen (etwa durch Maschinengewalt) die Nervenstämme oft widerstehen. In die einzelnen Fasern jedoch zerlegt sich der Nerv sehr leicht.

243. Stoffwechsel im Nervengewebe.

Unterschied des Stoffwechsels in den centralen und peripheren Abschnitten.

Den centralen Abschnitten des Nervensystems kommt ein lebhafterer Stoffwechsel zu als den peripheren Teilen. Das geht einmal daraus hervor, daß die ersteren eine zweifellos reichere Gefäßversorgung besitzen, — andrerseits daraus, daß sie bei Behinderung der Blutzufuhr und Störungen der Ernährung viel schneller leiden, während die peripheren Nervenfasern sogar noch nach dem Ausschneiden aus dem Körper lange Zeit ihre Erregbarkeit unverändert bewahren können (vgl. § 245. 1).

Die gute Sauerstoffversorgung der Centralteile des Nervensystems zeigen die farbenanalytischen Versuche von *Ehrlich*[40]. Reduzierbare Farbstoffe (Alizarinblau, Indophenolblau, Methylenblau), die von anderen Geweben des Körpers reduziert werden, werden vom Gehirn, so lange es von Blut durchflossen ist, nicht reduziert; nach Aufhören der Sauerstoffzufuhr dagegen erfolgt die Reduktion zum farblosen Leukoprodukt.

Stoffwechsel der Centralapparate.

Daß bei der Tätigkeit der Centralapparate des Nervensystems Sauerstoff verbraucht und Kohlensäure gebildet wird, zeigen sehr deutlich die Versuche von *Verworn*[41], *Winterstein*[42] und *Lipschütz*[43]. Bei mit Strychnin vergifteten Fröschen (vgl. § 275) tritt nach dem Stadium der Krämpfe, die durch immer länger dauernde Zeiten vollkommener Unerregbarkeit unterbrochen werden, schließlich vollständiges Erlöschen der Reflexerregbarkeit auf, und zwar nach *Verworn* durch Asphyxie infolge von Circulationsstörungen. Wird ein solcher Frosch mit sauerstofffreier Kochsalzlösung durchspült, so treten auf Reizung wieder Krämpfe auf: die Kohlensäure, welche als Stoffwechselprodukt die Tätigkeit der Centra lähmte, ist fortgespült worden, und Sauerstoff ist in dem centralen Apparat zunächst noch genügend vorhanden, um die Tätigkeit zu unterhalten. Nach einiger Zeit hört jedoch die Erregbarkeit wiederum auf infolge des Verbrauchs

des noch vorhandenen Sauerstoffs; wird nunmehr mit sauerstoffhaltiger Kochsalzlösung oder mit Blut durchspült, so treten wieder Krämpfe auf, die für lange Zeit unterhalten werden können.

Winterstein[42] maß direkt den Sauerstoffverbrauch und die Kohlensäureausscheidung des isolierten Froschrückenmarkes; der Sauerstoffverbrauch betrug für das einzelne Rückenmark 21 mm^3 pro Stunde, auf die Gewichtseinheit bezogen 200—260 mm^3 pro Stunde. Auf die Gewichtseinheit bezogen ist der Gaswechsel des Rückenmarkes danach mindestens 2—3mal so groß wie der Gesamtgaswechsel. Tetanische Reizung des Rückenmarkes bewirkte eine außerordentlich starke Steigerung des Gaswechsels (mehr als 70% des normalen Wertes).

Veränderungen der Ganglienzellen bei der Tätigkeit.

Hodge[44], *Vas*[45], *Nissl*[46], *Mann*[47] u. a. haben die Veränderungen studiert, welche die Ganglienzellen bei der Tätigkeit und Ermüdung zeigen. Man fand, daß während der Ruhe die chromatische Substanz in den Zellen sich aufspeichert, in der Tätigkeit verbraucht wird. Tätige Zellen sind vergrößert, ebenso ihre Kerne und Kernkörperchen. Die Ermüdung ist ausgezeichnet durch Schrumpfung des Kernes, wahrscheinlich auch der Zelle und durch Bildung einer sich diffus färbenden Substanz im Kerne. Im einzelnen differieren die Angaben der verschiedenen Untersucher aber noch stark.

Stoffwechsel der peripheren Nerven.

Der Stoffwechsel der peripheren Nerven ist viel geringer, als der der Centralteile. Daß aber auch der periphere Nerv zur Erhaltung seiner normalen Erregbarkeit Zufuhr von Sauerstoff braucht, zeigte *H. v. Baeyer*[48]: in wirklich ganz O-freiem Stickstoff (ebenso in einer sauerstofffreien indifferenten Flüssigkeit, *Fillié*[49]) wurde der Ischiadicus des Frosches bei Zimmertemperatur nach 3—5 Stunden völlig gelähmt: „erstickt", sowohl die Erregbarkeit wie die Leitfähigkeit wurde aufgehoben; Zufuhr von Sauerstoff bewirkte in 3—10 Minuten völlige Erholung. In der Wärme geht die Erstickung viel schneller vor sich als in der Kälte. Wird dem Nerven durch chemische Reduktionsmittel Sauerstoff entzogen, so wird derselbe ebenfalls unerregbar, während der Erholungszeit zeigt er dann charakteristische Ermüdungserscheinungen, indem bei kurz aufeinander folgenden Reizungen zunächst immer nur auf die erste Reizung Zuckung des Muskels erfolgt, nach einer halben Minute Erholung sind schon 2—3 aufeinander folgende Reize wirksam, ehe wieder Unerregbarkeit eintritt, nach einigen Minuten hat sich der Nerv völlig erholt. *Thörner*[50] zeigte, daß von zwei in Stickstoff befindlichen Nerven derjenige, welcher dauernd tetanisch gereizt wird, eher erstickt als der ruhende.

Nach *Fröhlich*[51] hat der Nerv sogar die Fähigkeit, Sauerstoff als „Reservesauerstoff" aufzuspeichern. Wird ein Nerv durch Stickstoff erstickt und darauf wieder Sauerstoff zugeleitet, so erlangt er seine Erregbarkeit wieder. Wenn nunmehr der Sauerstoff wiederum durch Stickstoff verdrängt wird, so tritt der Verlust der Erregbarkeit um so später ein, je länger vorher die Sauerstoffzufuhr stattgefunden hatte.

Nach *Thunberg*[52] produziert 1 *g* Nerv in einer halben Stunde in Luft 11 mm^3 Kohlensäure, in Sauerstoff 13 mm^3 und absorbiert 11,1 resp. 15,7 mm^3 Sauerstoff.

244. Erregbarkeit und Leitungsvermögen des Nerven.

Reize.

Erregbarkeit und Leitungsvermögen.

Der Nerv besitzt die Fähigkeit, durch Reize in den erregten Zustand überzugehen: Erregbarkeit — und die Erregung zu leiten: Leitungsvermögen des Nerven (vgl. § 246). Die Erregbarkeit und das Leitungsvermögen des Nerven stehen in einem noch nicht völlig geklärten Zusammenhang: viele Momente, welche die Erregbarkeit des Nerven verändern, wirken zugleich ändernd auf das Leitungsvermögen ein — andrerseits können auch die beiden Eigenschaften des Nerven jede für sich beeinflußt werden (vgl. § 245. 5).

Im intakten Körper nimmt der Nerv Reize immer nur am Ende seines Verlaufs (peripherer Sinnesapparat, centrale Ganglienzelle) auf; experimentell angebrachte Reize können aber auch an jedem Punkte der Nervenbahn selbst wirksam werden.

Der erregte Zustand des Nerven wird erkannt 1. an seinem Erfolgsorgan: Muskelzuckung, Drüsensekretion, Schmerzempfindung usw. — 2. am Nerven selbst durch Veränderung seiner elektrischen Eigenschaften (negative Stromesschwankung, vgl. § 252. 4).

Alle Reize, welche stark und anhaltend einwirken, lähmen alsbald durch Überreizung den Nerven an der gereizten Stelle; er wird daher hier reaktionslos. Weiter gegen das Endorgan hin ist jedoch noch seine Reizbarkeit erhalten.

Der physiologische Normalreiz.

1. Der physiologische, — im intakten Körper wirksame Nervenreiz ist seiner Natur nach unbekannt. Er geht entweder „centrifugal" von dem centralen Nervensystem aus (als Antrieb zur Bewegung, zur Sekretion, oder Hemmung; vgl. § 258), — oder „centripetal" von den spezifischen Endausbreitungen der Sinnesnerven und der Gefühlsnerven zu den Centralorganen; hier kommen die Erregungen entweder als Empfindungen zur Perception, oder sie erzeugen durch Übertragung innerhalb des Centrums wieder centrifugal geleitete Wirkungen, die man „reflektorische Erregungen" nennt (vgl. § 275). — Der physiologische motorische Reiz wurde von *v. Kries*[53] als ein zeitlich gedehnter Reiz (langsamer als der Momentanreiz des Induktionsschlags) aufgefaßt, dessen zeitlicher Verlauf auch noch einer bedeutenden Variabilität fähig ist. Nach *Piper*[54] ist er dagegen ein tetanischer Reiz von ca. 50 Schlägen in 1 Sekunde (vgl. pag. 498).

Bedeutung des Na für die Erregbarkeit.

2. Chemische Reize — (vgl. Chemische Muskelreize, pag. 483). Für die Erregbarkeit und die Leitungsfähigkeit des Nerven (auch des centralen Nervensystems) ist das Vorhandensein von Natrium-Ionen in demselben ebenso unentbehrlich wie beim Muskel (vgl. pag. 483). Bei einer Temperatur von 0—2° C kann ein Nerv-Muskelpräparat ca. 20 Tage lang am Leben erhalten bleiben. Taucht man aber den Nerven eines solchen Präparates in eine 6% Rohrzuckerlösung, so wandert das Chlornatrium (allerdings nur sehr langsam, viel langsamer als beim Muskel) aus dem Nerven aus: nach 50 Stunden hat der Nerv am proximalen Ende, nach etwa 5 Tagen auch am distalen Ende seine Erregbarkeit verloren. Wird nunmehr der Nerv in eine Kochsalzlösung überführt oder der Rohrzuckerlösung eine geringe Menge Chlornatrium zugesetzt, so wird eine große Strecke des Nerven wieder vollkommen gut reizbar. Wird der Rohrzuckerlösung von vornherein ca. 0,1% NaCl beigegeben, so erhält sich die Erregbarkeit und das Leitungsvermögen ungefähr ebenso lange wie in 0,6% NaCl-Lösung; selbst bei Gegenwart von nur 0,03% NaCl in der Zuckerlösung bleibt die Erregbarkeit ca. doppelt so lange bestehen als in reinen Zuckerlösungen. Andere unschädliche Natriumsalze können das Chlornatrium ersetzen, ebenso Lithiumsalze, nicht dagegen die Salze der übrigen Alkalien und Erdalkalien (*Overton*[55]).

Osmotisches Verhalten des Nerven.

Hinsichtlich des Eindringens chemischer Substanzen in den Nerven verhält sich der Nerv ebenso wie der Muskel (vgl. osmotisches Verhalten des Muskels, § 211. 2). Damit ein Stoff in den Nerven eindringen kann, muß er neben einer merklichen Löslichkeit in Wasser in den sogenannten „Lipoiden" leicht löslich sein; je mehr sich das Teilungsver-

hältnis einer Verbindung zwischen Wasser einerseits und den Lipoiden andrerseits zugunsten des Wassers verschiebt, um so langsamer dringt die Verbindung in den Nerven ein (*H. Meyer*[56], *Overton*[55]).

Chemische Reize.

Chemische Reize wirken dann erregend auf den Nerven, wenn sie seine Konstitution mit einer gewissen Schnelligkeit verändern. Bei Einwirkung der meisten dieser Reize wird die Erregbarkeit des Nerven zuerst erhöht, dann folgt Abnahme bis Vernichtung derselben.

Chemische Substanzen wirken verschieden auf motorische und centripetale, reflexauslösende Nervenfasern ein: die Reflexwirkungen bei Reizung der centripetalen Nervenfasern sind außerordentlich schwach im Vergleich mit der starken Wirkung der chemischen Reizung der motorischen Nerven (*Setschenow*[57], *Grützner*[58]). Nach *Grützner*[58] beruht die Unwirksamkeit der chemischen Reizung der centripetalen Nervenfasern darauf, daß die Erregungen durch chemische Substanzen bald diese, bald jene Faser des Nervenstammes treffen (wie es auch bei chemischer Reizung motorischer Nervenfasern im Anfang durch ein fortwährendes Flimmern der einzelnen Muskelbündel zum Ausdruck kommt); ein derartiger Wechsel der Erregungen kann aber nicht zur Summation im Centralorgan führen, wie es zum Zustandekommen der Reflexbewegung erforderlich ist. — Dagegen bewirkt chemische Reizung der sensiblen Fasern ausnahmslos Schmerzempfindung.

Wenn man chemisch verwandte Substanzen in ihren Wirkungen vergleichen will, so darf man nicht Lösungen von gleichem Prozentgehalt, sondern man muß äquimolekulare Lösungen verwenden. Es ergibt sich dann, daß diejenigen intensiver einwirken, sowohl auf den motorischen (zuckungserregend), wie auf den sensiblen Nerven (schmerzerregend), welche ein höheres Molekulargewicht besitzen, z. B. Jodnatrium stärker als Chlornatrium (*Grützner*[58]), ebenso nimmt die Giftigkeit der verschiedenen Alkohole mit Erhöhung des Molekulargewichtes zu (*Breyer*[59]).

Im einzelnen gehören zu den chemischen Reizen der Nerven: a) Schnelle Wasserentziehung entweder durch trockene Luft (Fließpapiereinhüllung, Verweilen über Schwefelsäure), oder durch wasserentziehende Flüssigkeiten, wie konzentrierte Lösungen von neutralen Alkalisalzen, Zucker, Harnstoff, konzentriertes Glyzerin usw. Nachheriger Wasserzusatz beseitigt mitunter auch die Zuckungen und Krämpfe wieder, und der Nerv kann reizbar bleiben. Die Wasserentziehung erhöht anfangs die Erregbarkeit, dann folgt Abnahme derselben. Wasserimbibition schwächt die Erregbarkeit der Nerven. — b) Freie Alkalien und Säuren. Während die Säuren meist nur bei hoher Konzentration erregend wirken, tun dies die kaustischen Alkalien bis zu 0,8%, ja bis 0,1% Lösung herab (*Kühne*[60]). Auf sensible Nerven (schmerzerregend) wirkt Kali stärker als Natron, ebenso ihre Salze; am heftigsten reizt Ammoniak. Die Schmerzwirkung der Säuren steht im Verhältnis zu ihrer Acidität (*Grützner*[58]). — c) Neutrale Salze. Neutrale Kaliumsalze töten in konzentrierter Form schnell, wirken aber viel weniger stark erregend als die Natriumverbindungen. In verdünnter Lösung angewendet, erhöhen die neutralen Kaliumsalze zuerst die Erregbarkeit der Nerven, dann setzen sie dieselbe herab (*Ranke*[61]), wie namentlich bei Reizung durch die Induktionsöffnungsschläge ersichtlich ist (*Biedermann*[62]). — d) Organische Substanzen. Die Anaesthetica (Äther, Chloroform) und CO_2 steigern in kleinen Gaben die Erregbarkeit des isolierten Nerven, in größeren Dosen setzen sie dieselbe herab. Die Alkaloide und Narkotica wirken teils herabsetzend (Opium, Cocain, Curarin, Chloralhydrat), teils sind sie indifferent (Morphin, Strychnin, Muscarin, Atropin). (Über die Narkose des Nerven vgl. pag. 568.) Andere organische Substanzen, wie verdünnter Alkohol, Galle, gallensaure Salze, Zucker erregen meist sämtlich zuerst Zuckungen, nach welchen der Nerv schnell abstirbt.

Ammoniak (*Eckhard*[63], *Emanuel*[64]), Kalkwasser (*Kühne*[60]), einige Metallsalzlösungen, Schwefelkohlenstoff und ätherische Öle töten den Nerven, ohne ihn zu reizen (also ohne Zuckungen im Froschpräparate zu erregen); ebenso wirkt die Karbolsäure (die bei direkter Applikation auf das Rückenmark Krämpfe erzeugt). Diese Substanzen wirken dagegen direkt reizend auf den Muskel (vgl. pag. 483).

Thermische Reize.

3. Thermische Reize. — Erwärmung des (Frosch-) Nerven bis zu 45° C erhöht zuerst die Erregbarkeit desselben, dann sinkt sie. Je höher die Temperatur war, um so größer ist die gesteigerte Erregbarkeit, aber auch um so kürzer währt sie (*Afanasieff*[65]). Durch kürzere Erwärmung bis zu 50° C wird die Erregbarkeit und das Leitungsvermögen im Nerven aufgehoben (früher in den sensiblen als in den motorischen Nervenfasern, *Hafemann*[66]); allein es vermag der Froschnerv durch Abkühlung seine

Erregbarkeit wieder zu gewinnen (*Pickford*[67], *J. Rosenthal*[65]). Über 65° C gesteigerte Temperatur vernichtet die Erregbarkeit ohne voraufgegangene Zuckung unter Zerkrümelung des Markes (*Eckhard*[68]). — Der allmählich eingefrorene Nerv bewahrt aufgetaut seine Reizbarkeit; der abgekühlte Nerv erhält längere Zeit die Reizbarkeit; dieselbe ist im motorischen Nerven zwar erhöht, aber die Zuckungen sind niedriger und gedehnter und die Leitung im Nerven dauert länger. — Plötzliche Abkühlung des Nerven von — 5° C an wirkt als Reiz zuckungserregend, ebenso plötzliche Erwärmung von 40 bis 45° C an. Bei noch höheren Wärmegraden tritt mitunter statt der Zuckung ein andauernder Tetanus ein. Alle so erregenden Wärmeschwankungen töten, wenn sie anhaltend einwirken, sehr schnell den Nerven (und wirken wohl auch chemisch und mechanisch verändernd auf die Nervensubstanz). — Unter den Nerven des Säugetieres zeigen nur die centripetalen und die Erweiterer der Blutgefäße durch 45 bis 50° C Effekte der Reizung, die übrigen lassen in ihrer Erregbarkeit eine Veränderung erkennen. Abkühlung auf + 5° C setzt die Erregbarkeit aller Fasern herab (*Grützner*[58]). Abkühlung des N. ulnaris (durch Eintauchen des Ellbogens in kaltes Wasser) wirkt im Gebiete seiner Endausbreitung schmerz- und zuckungserregend (ähnlich wirkt hier anhaltender Druck). — Örtliche Abkühlung des Nerven erhöht die Erregbarkeit für konstante Ströme von längerer Dauer (mindestens $^1/_{400}$ Sek. Dauer), für mechanische und manche chemische Reize. Starke Abkühlung kann lokal den Nerven leitungsunfähig machen. Örtliche Erwärmung des Nerven bis 35° C erhöht dagegen seine Reizbarkeit für den faradischen Strom sowie für konstante Ströme von geringerer Dauer (von weniger als $^1/_{400}$ Sek. Dauer) (*Gotch* u. *Macdonald*[69]).

Nach *Howell*[70] liegen die Grenzen der noch vorhandenen Reizbarkeit beim motorischen Nerven bei 4° (Katze), — beim Herzhemmungsnerven unter 15°, — bei Vasomotoren zwischen 2° und 51°, — bei Schweißnerven zwischen 3° und 45°, bei den Respirationsfasern des Vagus bei 7°, — bei den pressorisch wirkenden (im Ischiadicus des Kaninchens) bei ungefähr 2° C.

Mechanische Reize.

4. **Mechanische Reize** — wirken dann erregend auf den Nerven, wenn sie mit einer gewissen Geschwindigkeit (*v. Uexküll*[71], *Oinuma*[72], *v. Frey*[73]) eine Formveränderung (Deformation) der Nerventeilchen hervorrufen, z. B. Schlag, Druck, Quetschung, Zug, Stich, Schnitt, Erschütterung, plötzliche Entlastung. Bei sensiblen Nerven tritt also hierdurch Schmerz („Einschlafen" der Glieder; Schmerz beim Stoß des Ulnaris in der Cubitalrinne), — bei motorischen eine Muskelzuckung auf. Durch einen leichten Schlag auf den N. radialis am Oberarm, den Axillaris in der Supraclaviculargrube läßt sich bei Gesunden eine Zuckung in den zugehörigen Muskeln auslösen.

Minimalwert derselben.

Tigerstedt[74] ermittelte, daß der Minimalwert des mechanischen Reizes (hervorgebracht durch Niederfallen eines Gewichtes auf den isolierten Nerven) 900 *mg/mm* betrug, der Maximalwert 7000—8000. Stärkere Reize ermüden, doch geht die Ermüdung nicht über die gereizte Stelle hinaus. Der mechanisch gereizte Nerv nimmt keine saure Reaktion an. Geringer Druck oder Dehnung erhöhen die Erregbarkeit, die nach kurzer Dauer wieder schwindet. Der infolge des Reizes durch den erregten Muskel geleistete Arbeitswert war bis 100mal größer als die lebendige Kraft des mechanischen Nervenreizes. — *Oinuma*[72] (unter *v. Frey*[73]) zeigte, daß die Wirksamkeit eines mechanischen Nervenreizes sowohl von der Größe der Deformationsarbeit, als auch von der Geschwindigkeit, mit der dieselbe erfolgt, abhängt; beide Größen können sich innerhalb gewisser Grenzen vertreten, doch ist die Steigerung der Deformationsgeschwindigkeit wirksamer, als die der Deformationsarbeit. Dieses Verhalten zeigt große Ähnlichkeit mit den Bedingungen der Wirksamkeit elektrischer Reize (Stromstärke, Geschwindigkeit der Stromdichteschwankung, siehe unten).

Unter pathologischen Verhältnissen kann die mechanische Erregbarkeit der Nerven abnorm gesteigert sein.

Wirkt der mechanische Insult ganz allmählich ein, so kann der Nerv leitungsunfähig oder unerregbar werden, ohne daß vorher eine Reizung des Nerven eintritt (*Fontana*, 1785). Hierher gehören z. B. die Lähmungen im Bereiche des Armgeflechtes bei fortgesetztem Krückendruck, Lähmung des N. recurrens durch Aneurysmen.

Wirkung der Kompression auf das Leitungsvermögen.

Durch eine engbegrenzte Kompression des Nerven wird das Leitungsvermögen desselben herabgesetzt, nach Aufhebung der Kompression kehrt es wieder zurück: — stärkere Kompression zerstört es dauernd. Die Leitung hört zuerst in den sensiblen Fasern auf, erst später auch in den motorischen. Wendet man als Prüfungsreiz tetanisierende Ströme an, so tritt während mäßiger Kompression bisweilen eine Umwandlung eines vollkommen glatten Tetanus in einen unvollkommenen klonischen ein. Manche Erregungsimpulse werden durch örtlichen Druck auf den Nerven in ihrer Fortleitung besonders leicht und rasch geschädigt, so z. B. die Reflexreizung; chemische und mechanische Reize vermögen die komprimierte Stelle nicht mehr zu passieren, wenn dies für elektrische Reize noch stattfindet (*Zederbaum*[75], *Ducceschi*[76]).

Heidenhains Tetanomotor.

Zu physiologischen Zwecken wird zur mechanischen Nervenreizung *R. Heidenhains*[77] Tetanomotor verwendet: ein schwingendes Elfenbeinhämmerchen, in der Verlängerung des *Wagner*schen Hammers (am Induktionsapparate) angebracht, welches durch schnell hintereinander folgende Schläge auf den darunter gelegten Nerven diesen tetanisch reizt. — Ähnliche mechanische Reize wirken analog: Berührung mit einer vibrierenden Stimmgabel (*Arenfeld*[78]), mit einer tönenden Saite, Streichen mit einer bogenartigen Vorrichtung, Torsion, rhythmische Dehnung (Zerrung der Länge nach) (*Langendorff* u. *Schubert*[79]).

Elektrische Reize.

5. **Elektrische Reize.** — Der elektrische Strom wirkt am stärksten reizend auf den Nerven in dem Momente seines Eintretens in denselben sowie im Momente seines Verschwindens (das Genauere im § 255); in gleicher Weise wirkt auch stark reizend jede irgendwie schnelle Verstärkung oder Schwächung eines durch den Nerven fließenden elektrischen Stromes. Läßt man dagegen den Strom ganz allmählich in die Bahn des Nerven eintreten („einschleichen"), oder ebenso ihn wieder verschwinden, — oder läßt man den durch den Nerven fließenden Strom ganz allmählich anwachsen oder abnehmen, dann treten die sichtbaren Zeichen der Nervenreizung sehr erheblich zurück oder können sogar völlig fehlen. (Vgl. die verschiedene Wirkung der Schließungs- und Öffnungs-Induktionsströme pag. 581.) *Du Bois-Reymond*[80] hat daher als allgemeines Gesetz der elektrischen Nervenerregung den Satz aufgestellt: „Nicht der absolute Wert der Stromdichtigkeit in jedem Augenblicke ist es, auf den der Bewegungsnerv mit Zucken des zugehörigen Muskels antwortet, sondern die Veränderung dieses Wertes von einem Augenblicke zum andern, und zwar ist die Anregung zur Bewegung, die diesen Veränderungen folgt, um so bedeutender, je schneller sie bei gleicher Größe vor sich gingen oder je größer sie in der Zeiteinheit waren." Danach würde also die Erregung nicht von der Intensität des Stromes abhängig sein, sondern von der Geschwindigkeit (Steilheit) der Stromdichteschwankung, sie würde um so größer sein, je schneller die Dichtigkeit des den Nerven durchlaufenden Stroms zu- oder abnimmt. — Dieses Gesetz kann aber nicht als ein allgemeines Gesetz der Nervenerregung gelten, da es mit einer Reihe von Tatsachen in Widerspruch steht. So wirkt z. B. der elektrische Strom auch erregend auf den Nerven, während er ihn in gleicher Dichtigkeit durchfließt (s. unten), für langsam sich bewegende Muskeln (Kröte), glatte Muskeln und die mancher Wirbellosen sind sogar die langsam verlaufenden und langsamer ansteigenden elektrischen Reize die wirksamsten (*Grützner* u. *Schott*[81]). — Die Versuche, ein anderes allgemein gültiges Gesetz der

Allgemeines Gesetz der elektrischen Nervenerregung von Du Bois-Reymond.

elektrischen Nervenerregung aufzustellen (*Hoorweg*[82], *Hermann*[83], *Weiss*[84] u. a.), haben bisher zu einer allgemeinen Übereinstimmung nicht geführt.

Momentreize. *Zeitreize.*

Schließen und Öffnen eines konstanten Stromes, — ebenso die Stromstöße eines gewöhnlichen Induktionsapparates stellen Schwankungen der Stromdichte von unendlicher Steilheit dar, indem die Stromdichte dabei im Moment von Null auf einen bestimmten Wert steigt resp. sinkt: Momentreize. Mittelst des *v. Fleischl*schen[85] Orthorheonoms, des *v. Kries*schen[53] Federrheonoms (für konstante Ströme), der *Grützner*schen[81] Reizsirene (für induzierte Ströme) kann man Ströme erzeugen, die in meßbaren Zeiten allmählich ansteigen, Schwankungen der Stromdichte von endlicher Steilheit: Zeitreize. Durch derartige Zeitreize können Nerven und Muskeln in einen erheblich längeren Erregungszustand versetzt werden als durch Momentreize. *v. Kries*[53] vermutet, daß die elektrischen Zeitreize dem physiologischen Reizimpuls (pag. 560) näher stehen, als die Momentreize.

Schwellenwert.

Der elektrische Strom muß eine gewisse Stärke haben, ehe er wirksam ist („Schwellenwert"). Bei gleichförmigem Zuwachs der Stärke desselben nimmt dann die Größe der Muskelzuckungen erst schnell, dann langsamer zu (vgl. pag. 491).

Stromdauer.

Ein elektrischer Strom muß mindestens 0,0015 Sekunden lang dauern, um den Nerven erregen zu können (*A. Fick*[86], *König*[87]), kürzere sind wirkungslos. (Nach *Weiss*[84] muß ein konstanter Strom, um eine Erregung des Froschnerven zu bewirken, bei einer Entfernung der Elektroden von 2 *mm* 0,00046 Sekunden dauern, bei einer Entfernung von 16 *mm* dagegen 0,0012.) Bei etwas länger dauernden Strömen fehlt noch die Öffnungserregung. Daher kommt es, daß die Stromstöße eines Induktionsapparates nur beim Entstehen, nicht beim Verschwinden erregend wirken; — erst bei großer Intensität der induzierten Ströme ist auch das Verschwinden derselben wirksam (vgl. pag. 595).

Stromrichtung.

Der elektrische Strom ist ferner am wirksamsten, wenn er den Nerven der Länge nach durchfließt, er ist unwirksam, wenn man ihn senkrecht auf die Nervenachse leitet (*Galvani; J. Albrecht, A. Meyer* u. *Giuffrè*[88]). Auch der Muskel ist für elektrische Ströme, welche genau senkrecht zur Faserrichtung verlaufen, gänzlich unerregbar (*Leicher*[89]).

Streckenlänge.

Je größer ferner die Länge der durchströmten Strecke ist, um so kleiner braucht der elektrische Reiz zu sein (*Marcuse*[90], *Tschirjew*[91]).

Schließungs- und Öffnungszuckung. *Schließungstetanus.*

Auf den Bewegungsnerv appliziert, entfaltet der konstante Strom allerdings seine größte Reizwirkung bei der Schließung und Öffnung, aber auch während des Geschlossenseins hört der Reiz nicht völlig auf, denn bei einer gewissen mittleren Stärke des Stromes bleibt der Muskel dauernd im Tetanus [„Galvanotonus" oder „Schließungs-Tetanus" (*Pflüger*[92])]. [Das analoge Verhalten des Muskels bei direkter Applikation des konstanten Stromes an demselben siehe § 255 C.] Bei Anwendung starker Ströme tritt dieser Tetanus allerdings wieder zurück; aber lediglich deshalb, weil sich unter dem Einflusse des Stromes im Nerven durch Verminderung seiner Reizbarkeit Widerstände entwickeln, die den Reiz nieht bis zum Muskel hin vordringen lassen. Bei höchster Erregbarkeit des Nerven, z. B. bei Fröschen, die längere Zeit einer niederen Temperatur ausgesetzt worden sind (Kaltfrösche), tritt aber Schließungstetanus bei jeder überhaupt wirksamen Stromstärke ein (*v. Frey*[93]). — Ebenso zeigt am Empfindungsnerven der konstante Strom die reizende Wirkung am stärksten im Momente der Schließung und der Öffnung; während des Geschlossenseins ist aber ebenfalls schwächere Reizung erkennbar, sehr starke Ströme können sogar während des Geschlossenseins unerträgliche Empfindungen erzeugen.

Bei neugeborenen Tieren (*Soltmann*[94]) und Menschen bis zur 6. Woche (*C. Westphal*[95]) reagieren Nerven (und Muskeln) auf elektrische Reize schwerer; die Contractionen erfolgen langsamer und gedehnter. Die Ursache scheint in der noch nicht völligen Ausbildung und Reifung dieser Gewebe zu liegen (*A. Westphal*[95]).

245. Veränderungen der Erregbarkeit des Nerven; Nerventod, Nervenentartung und Nervenregeneration.

Notwendigkeit normaler Ernährung.

1. Das Fortbestehen der normalen Erregbarkeit der nervösen Apparate im intakten Körper ist vor allem gebunden an die normale Ernährung und Blutzufuhr. Ungenügende Ernährung bedingt jedoch zunächst eine Erhöhung der Erregbarkeit, erst bei vorgeschrittener Störung nimmt die Erregbarkeit ab.

Es muß dem Arzte stets vorschweben, daß, wo er unter dem Einflusse schlechter oder gestörter Ernährung die Zeichen erhöhter Reizbarkeit der Nerven findet, welche sich in äußerst vielgestaltigen Formen (allgemeine Nervosität, reizbare Schwäche) kundgeben können, es sich um die Anfangsstadien sinkender Nervenenergie handelt. Hier bedarf es also der Aufhülfe der Ernährung durch roborierende Mittel. Nur der Unkundige würde, verleitet durch die Zeichen der gesteigerten Erregung des Nervensystems, schwächende oder deprimierende Eingriffe anwenden.

Einfluß gestörter Ernährung auf centrale Teile,

Die verschiedenen Abschnitte des Nervensystems sind jedoch gegen Störungen der Ernährung und der Blutzufuhr in sehr verschiedenem Maße empfindlich: die centralen Teile viel mehr als die peripheren Nervenfasern. So hat Unterbrechung des Blutlaufes in den Kopfgefäßen fast momentanes Authören der Funktion des Großhirns zur Folge (Ohnmacht), Kompression der Aorta abdominalis durch Schädigung des Rückenmarkes

Nervenfasern.

Lähmung und Gefühllosigkeit der unteren Körperhälfte. Dagegen kann bei totaler Hemmung der Blutzufuhr zu den Nervenstämmen die Reizbarkeit derselben sogar noch 5—10 Stunden erhalten bleiben. Ausgeschnittene Nerven bewahren ihre Erregbarkeit sehr lange: zuerst stirbt beim motorischen Nerven der Endapparat des Nerven ab, — darauf der Muskel — zuletzt erst der Nerv selbst.

Über die Notwendigkeit der O-Zufuhr für die Erhaltung der Erregbarkeit des markhaltigen Nerven vgl. § 243.

Marklose Nerven (Krebs, Hummernerven, Olfactorius des Hechtes) sind viel vergänglicher als die markhaltigen, nach dem Auspräparieren werden sie nach kurzer Zeit unerregbar.

Ermüdung des Nerven.

2. Andauernde Erregung des Nerven bewirkt keine nachweisbare Ermüdung desselben, selbst stundenlange Reizung ermüdet den Nerven nicht. — Gleichwohl muß man annehmen, daß die Erregung und Erregungsleitung im Nerven mit Stoffverbrauch einhergeht (vgl. die Ermüdungserscheinungen bei Sauerstoffmangel der Nerven, § 243, *v. Baeyer*[48], *Thörner*[50], *Fröhlich*[96]); der Stoffverbrauch ist aber wahrscheinlich nur sehr gering und wird durch große Restitutionsfähigkeit des Nerven verdeckt. Daß ein Stoffverbrauch bei der Reizung des Nerven vorhanden sein muß, zeigt schon das Auftreten elektrischer Erscheinungen dabei (Aktionsströme) (*Pflüger*[97]).

Methode der Untersuchung.

Man kann die Ermüdung des Nerven nicht in der Weise prüfen, daß man ohne weiteres den mit seinem Muskel zusammenhängenden Nerven längere Zeit reizt: die hierbei beobachtete Abnahme und das schließliche Aufhören der Muskelcontraction beruht auf Ermüdung des Muskels, nicht des Nerven (*Bernstein*[98], *Wedensky*[99], *Bowditch*[100]). Man muß vielmehr während der Nervenreizung zunächst verhindern, daß der Reiz zum Muskel gelangt (Blockierung des Nerven), indem man den Nerven an einer abwärts

vom Reize gelegenen Stelle leitungsunfähig macht (durch Anelektrotonus, Curare, lokale Abkühlung); wird dann nach andauernd (bis zu 12 Stunden) fortgesetzter Reizung des Nerven die Blockierung wieder beseitigt (Aufhebung des Anelektrotonus, allmähliche Ausscheidung des Curare oder Aufhebung der Curarewirkung durch Physostigmin [vgl. pag. 485, *Durig*[101]], Erwärmung), so bringt der Nerv den Muskel wieder zur Contraction. — *Brodie* u. *Halliburton*[102] zeigten, daß auch der marklose N. splenicus gegen anhaltende Reizung ebenso widerstandsfähig ist, wie ein markhaltiger Nervenstamm. *Beck*[103] reizte den Sympathicus oberhalb des Gangl. cervic. suprem. 17 Stunden lang mit Induktionsströmen, die Pupille blieb dabei andauernd fast maximal erweitert.

Die Tatsache, daß die negative Schwankung des Nervenstroms (§ 252. 4) auch am lange Zeit hindurch gereizten Nerven nicht abnimmt, beweist ebenfalls die Widerstandsfähigkeit des Nerven gegen Ermüdung (*Edes*[104]). Am marklosen N. olfactorius des Hechtes nimmt dagegen bei oft wiederholter Reizung die negative Schwankung ab und verschwindet eventuell ganz, um nach einer Pause wieder anzuwachsen (*Sowton*[105], *Garten*[106]).

Andauernde Untätigkeit.

3. Andauernde Untätigkeit vermindert die Erregbarkeit bis zur völligen Vernichtung.

Das charakteristische Beispiel — liefern hierfür die Entartungen der Nerven nach Gliederamputationen; nicht bloß die sensiblen (den entfernten Hautbezirken usw. zugehörigen), sondern auch die motorischen Nerven (welche zu den verloren gegangenen Muskeln gehören) werden atrophisch; auch ihre Fortsetzungen durch das Rückenmark zeigen atrophische Veränderungen. (Über die Entartung des N. opticus nach Exstirpation des Auges siehe § 291. II.)

Trennung von den centralen Ganglienzellen.

4. Die Nervenfasern vermögen sich nur dann in ihrer normalen Ernährung zu erhalten, wenn sie mit ihrer zugehörigen Ganglienzelle in ununterbrochener Verbindung stehen. Wird der Nerv innerhalb des sonst normalen Körpers von der Ganglienzelle getrennt, so verliert er seine Erregbarkeit und das periphere Ende verfällt der „fettigen Degeneration“ (*Waller*[107]), bei Warmblütern nach 4—6 Tagen, bei Kaltblütern nach längerer Zeit (früher bei Sommerfröschen als bei Winterfröschen).

Sekundäre Degeneration.

Über die Reizbarkeit der Nerven in diesem Zustande, die sogenannte „Entartungsreaktion“, vgl. § 256. — Über die Entartung nach Durchschneidung der Wurzeln der Rückenmarksnerven siehe § 271.

Vorgang der fettigen Entartung.

Der abgetrennte Nerv verliert zuerst seine Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit; dann erst folgen die morphologischen Erscheinungen der Degeneration. Diese beginnt mit einem Zerfall der Achsencylinderfibrillen in Körner, die später resorbiert werden (*Möckeberg* u. *Bethe*[108]), dann zeigt sich Zerklüftung der Markhülle; später zerfällt das Mark in tropfenförmige Massen. Die Kerne der *Schwann*schen Scheide schwellen und vermehren sich mitotisch. Die Veränderungen stellen sich nicht gleichzeitig im ganzen peripheren Abschnitt ein, sondern schreiten von der Verletzungsstelle aus allmählich nach der Peripherie fort. Die degenerierten Nerven zeigen eine Zunahme des Wassergehaltes und eine stetige Abnahme im Phosphorgehalt; im Blut nimmt der Cholingehalt vom 4. Tage an zu (*Mott* u. *Halliburton*[109]).

Fettige Entartung der Muskeln.

Die Durchtrennung motorischer Nerven hat, falls keine Restitution erfolgt, regelmäßig auch Entartung der zugehörigen Muskeln zur Folge (*Jamin*[110]).

Da die fettige Entartung das periphere Nervenende befällt, so hat man in der Beobachtung dieses Vorgangs nach experimenteller Durchschneidung ein Mittel, den Ursprung von Nerven zu bestimmen und, da sich die degenerierten Nerven in der ganzen Länge ihres Verlaufs vom gesund gebliebenen Gewebe abheben, ihren weiteren Verlauf festzustellen (Methode der sekundären Degeneration) (vgl. § 278).

Veränderungen an den Nervenzellen.

Nach Durchtrennung des Achsencylinders verändert sich aber auch die Nervenzelle, aus welcher er hervorgeht (retrograde Degeneration), indem die *Nissl*-Körperchen quellen und zerfallen; die Zelle nimmt an Volumen zu und der Kern lagert sich peripherwärts (Dauer von $1^3/_4$—20 Tage). Später kann eine Restitution erfolgen; sie dauert etwa 92 Tage (*Nissl*[111], *Marinesco*[112], *van Gehuchten*[113] u. a.).

Regeneration des Nerven.

Eine Regeneration des Nerven (*Cruikshank*, 1795) findet nur statt, nachdem die Enden des durchschnittenen Nerven zusammengewachsen sind — (wozu beim Menschen die Nervennaht in Anwendung gezogen

wird); dauernd von der Ganglienzelle getrennt, regeneriert der Nerv sich nicht.

Vorgang der Regeneration.

Um die Mitte der vierten Woche treten innerhalb der *Schwann*schen Scheide schmale, helle, aus dem gewucherten Protoplasma (um die Kerne der *Schwann*schen Scheide gelegen) entstandene (*v. Büngner*[114]) Bänder auf, welche sich zwischen Kernen und Markresten hindurchwinden. Das sind die neuen Achsencylinder; bald werden sie breiter, erhalten Mark mit *Lautermann*schen Stulpen, *Ranvier*schen Schnürringen und eine *Schwann*sche Scheide (2.—3. Monat). — Das centrale Ende eines durchschnittenen Nerven kann mit dem peripheren eines anderen verwachsen und funktionieren. *Langley*[115] verheilte das centrale Vagusende mit dem peripheren Ende des Sympathicus. Es fand sich, daß der Vagus über alle Gebilde, welche der Halssympathicus versorgt, nach dem Zusammenheilen Einfluß erlangt hatte. So können Nerven von verschiedener physiologischer Funktion miteinander funktionell in Verbindung gebracht werden (vgl. *Bethe*[116]); die Vereinigung centrifugaler und centripetaler Nervenfasern miteinander ist jedoch bisher nicht einwandfrei gelungen.

Rückkehr der Funktion.

Bei der Regeneration gemischter Nerven kehrt zuerst das Gefühl (der Reihe nach: Berührungsempfindung — Schmerz — Wärmeempfindung [*Stransky*[117]]) wieder, sodann die willkürliche Bewegung, endlich erst die Bewegung der Muskeln bei Reizung ihrer motorischen Äste (*Erb*[118] u. a.).

Die Ganglienzelle als Nutritionscentrum.

Die Erscheinungen der Degeneration und Regeneration der Nerven werden von den Anhängern der Neuronentheorie als eine Folge der Tatsache aufgefaßt, daß das Neuron eine trophische Einheit bildet, daß die Ganglienzelle das trophische Centrum, Nutritionscentrum (*Waller*[107]) für alle ihre Fortsätze, also auch für den Achsencylinderfortsatz bis an sein äußerstes Ende darstellt: Abtrennung des Nerven von seinem Nutritionscentrum bedingt daher Degeneration desjenigen Abschnittes, der dem trophischen Einfluß der Ganglienzelle nicht mehr unterliegt; Regeneration kann nur erfolgen, wenn durch eine Verbindung des abgetrennten Stücks mit dem centralen Stumpf der trophische Einfluß des Centrums wieder hergestellt ist. Die Regeneration der degenerierten Faser findet nach dieser Anschauung so statt, daß von dem centralen Stumpf aus die neuen Achsencylinder nach der Peripherie hin auswachsen. — Im Gegensatz zu dieser Anschauung bestreitet *Bethe*[120] einen derartigen trophischen Einfluß der Ganglienzelle auf die periphere Nervenfaser. Nach seinen Versuchen kann die nervöse Leitung (durch Einwirkung von Ammoniak) in einem Nerven viel längere Zeit unterbrochen sein, als zur vollkommenen Degeneration nach Totalunterbrechung nötig ist, ohne daß Degeneration eintritt. Es ist also nicht die Leitungsunterbrechung, die Aufhebung des Zusammenhanges mit der Ganglienzelle, welche die Degeneration hervorruft, sondern die lokale Schädigung des Nerven, das Trauma. — Außerdem sollen bei jugendlichen Individuen auch in dem ganz und dauernd vom Centrum getrennten Nerven neue Nervenfasern mit den physiologischen Eigenschaften normaler Fasern (Leitungsvermögen) sich bilden können: autogene Regeneration (*Philipeaux* u. *Vulpian*[119], *Bethe*[120]), die Bildung der neuen Nervenfasern geht aus von den Kernen der *Schwann*schen Scheide (*Barfurth*[121]). Diese Angaben werden allerdings von anderen Autoren bestritten.

Abweichende Anschauungen.

Autogene Nervenregeneration.

Vom praktischen Gesichtspunkte aus ist jedenfalls daran festzuhalten, daß nach einer Durchtrennung eines Nerven unter allen Umständen die Nervennaht vorgenommen werden muß. Natürlich degeneriert das periphere Stück zunächst dennoch; man kann aber nur bei Ausführung der Nervennaht erwarten, daß der Degeneration später die Regeneration folgen wird.

Wirkung von Giften.

5. Läßt man auf eine beschränkte Stelle eines Nerven Gifte einwirken, z. B.: Kohlensäure (*Grünhagen*[122]), Chloroform, Äther, Kohlenoxyd, Alkohol, Chloralose, Cocain, Chloralhydrat, Phenol usw., so findet man,

daß die geschädigte Nervenstrecke früher ihre Erregbarkeit als ihr Leitungsvermögen verliert: während Reize, die auf die geschädigte Stelle selbst einwirken, erfolglos bleiben, werden Reize, die oberhalb derselben angebracht werden, unbehindert durch die geschädigte Strecke hindurchgeleitet (Narkose des Nerven); erst nach längerer Einwirkung der Gifte leidet schließlich auch das Leitungsvermögen. In analoger Weise findet man, daß Nerven nach einer Quetschung, mitunter auch Nerven gelähmter Körperteile für direkte Reize nicht mehr empfänglich sind, aber Erregungen, die oberhalb der geschädigten Stelle gesetzt werden oder vom Centralnervensystem herkommen, noch weiterleiten (*v. Ziemssen* u. *Weiss*[123], *Erb*[118], *Piotrowsky*[124], *Wedensky*[125]).

Narkose des Nerven.

Wedensky[125] unterscheidet in den Veränderungen der Leitfähigkeit des narkotisierten Nerven verschiedene, regelmäßig aufeinanderfolgende Stadien: 1. das provisorische oder Transformierungsstadium: die narkotisierte Strecke leitet noch schwache Erregungen von der oberen Nervenstrecke (nach Angabe des Muskels), aber der (von den Aktionsströmen herrührende vgl. pag. 587) Nerventon im Telephon erscheint schon stark verändert; — 2. das paradoxe Stadium: die Leitungsfähigkeit der narkotisierten Strecke ist für starke Erregungen, die von der normalen Nervenstrecke ausgehen, völlig aufgehoben oder stark herabgesetzt, für schwache Erregungen dagegen in viel geringerem Grade verändert; — 3. das Hemmungsstadium: Erregungen, die von der normalen Nervenstrecke in die narkotisierte gelangen, rufen hier eine hemmende Einwirkung (auf hier angebrachte Reizungen) hervor. Dieses Stadium geht bei fortgesetzter Einwirkung des Giftes in den Tod des Nerven über. *Wedensky* fand nun weiter, daß ein ganz analoger Zustand des Nerven durch sämtliche Reizmittel bei einer gewissen Stärke und Wirkungsdauer (chemische Reizmittel, höhere Temperatur, konstanter Strom, starke Induktionsströme) hervorgerufen werden kann: er bezeichnet diesen Zustand ganz allgemein als Parabiose des Nerven; dieselbe ist durch die oben erwähnten drei Stadien, welche der Nerv sowohl bei der Entwicklung der Parabiose wie auch bei seiner Restitution von derselben regelmäßig durchläuft, charakterisiert. *Wedensky* faßt die Parabiose als einen Zustand einer eigentümlichen Erregung des Nerven auf. — In der Endplatte des motorischen Nerven kann nach *Wedensky* die Parabiose durch ein rein physiologisches Moment: durch starke und frequente Impulse, die von der Nervenfaser aus zu ihr gelangen, hervorgebracht werden (physiologisehe Parabiose); er erklärt dadurch das Verhalten des Tetanus bei frequenten und starken Reizen (vgl. pag. 497).

Parabiose des Nerven.

Lokale Verschiedenheiten der Erregbarkeit.

6. Es scheint, als ob gewisse Nerven an bestimmten Punkten ihres Verlaufs eine größere Erregbarkeit besitzen als an anderen, und dieselbe auch länger dort bewahren.

So ist z. B. der Froschischiadicus in seinem oberen Drittel reizbarer als weiter unten. Derartige Ungleichheiten können aber bei elektrischer Reizung allein herrühren von zufälligen Verletzungen bei der Präparation (am oberen Drittel des Ischiadicus geht ein Ast ab). Nach Durchschneidung oder Abquetschung eines Nerven findet sich nämlich, daß diejenigen elektrischen Ströme, die im Nerven von der Läsionsstelle weglaufen, eine ungemein viel stärkere Wirkung ausüben als die entgegengesetzt gerichteten: der Grund liegt darin, daß der nach der Läsion im Nerven entstehende Strom (§ 251) sich zu dem elektrischen Reizstrom hinzuaddiert resp. ihm entgegenwirkt. Ist aber der Nerv unversehrt und daher stromlos, so zeigt er an allen Punkten seines Verlaufes dieselbe Erregbarkeit (*Grützner*[126], *Weiss*[127], *I. Munk* u. *P. Schultz*[128]).

Für Reize verschiedener Art scheinen Unterschiede in der Erregbarkeit des Nerven an verschiedenen Stellen seines Verlaufes zu bestehen. Nach *Grützner* u. *Eickhoff*[129] ist die Erregbarkeit des Froschischiadicus für jähe elektrische Reize oben und unten ziemlich gleich, für langsam ansteigende dagegen unten viel kleiner als oben; chemische Reize wirken unten viel stärker als oben, mechanische dagegen oben besser als unten.

Verschiedene Erregbarkeit der Fasern desselben Nerven.

Die verschiedenen Nervenfasern desselben Stammes haben nicht stets den gleichen Grad der Reizbarkeit. So bewirkt z. B. schwache Reizung des Froschischiadicus nur Zuckung der Beuger, erst stärkere auch die der Strecker (*Ritter*, 1805; *Rollett*[130]). Die Nerven der Beuger sollen nach *Ritter* auch eher absterben. — Im Facialis sind die Fasern für die Lidspalte reizbarer als die für den Mund oder das Ohr (*Grützner*[131]). — Auch bei direkter Reizung des Muskels (curaresierter Tiere) zeigt sich, daß die Beuger sich schon bei schwächerem Reiz contrahieren (aber auch leichter ermüden)

als die Strecker (*Osswald*[132]). — Gifte schädigen meist früher die Beuger als die Strecker. — Ätherbehandlung eines Froschpräparates bewirkt, daß bei starker Reizung des Hüftnerven Beugung eintritt (*Bowditch*[133]). (Verstärkung des Reizes hat aber dennoch endliche Streckung zur Folge.) Ebenso bewirkt in tiefer Äthernarkose Reizung des N. recurrens stets eine Erweiterung der Glottis, bei schwachem Rausche dagegen hat schwache Reizung eine Erweiterung, starke Reizung aber eine Verengerung der Glottis zur Folge (*Bowditch*[133]) (vgl. pag. 535). — Der Schließmuskel der Krebsschere erschlafft bei schwacher Reizung des Scherennerven, während er bei starker Reizung in Contraction verfällt, umgekehrt verhält sich der Scherenöffner (*Biedermann*[134]).

Ritter-Vallisches Gesetz.

7. Ist ein Nerv von seiner Verbindung mit seinem Centrum mechanisch (etwa durch Schnitt) getrennt, oder ist das Centrum abgestorben, so geht der Nerv von seinem centralen Ende gegen die Peripherie hin zuerst in einen Zustand erhöhter Erregbarkeit über; dann sinkt diese bis zum völligen Erlöschen. Dieser Prozeß geht ferner schneller vor sich innerhalb der dem Centrum näheren Nervenstrecken, als in den entfernteren. Die bezeichnete Erscheinung wird das „*Ritter-Valli*sche Gesetz“ genannt.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reize im Nerven ist in dem Stadium der gesteigerten Erregbarkeit vergrößert, in dem der gesunkenen verkleinert. In letzterem Stadium muß ferner auch bei elektrischer Reizung der Strom länger dauern, damit er wirksam sein kann (daher sind meist die sehr schnell erfolgenden Stöße des induzierten Stromes wirkungslos; § 256).

Das Zuckungsgesetz erleidet in den verschiedenen Stadien der Erregbarkeitsveränderung während des Absterbens eine Modifikation (§ 255. A).

Tod des Nerven.

Der tote Nerv hat seine Erregbarkeit völlig eingebüßt; der Tod selbst schreitet, dem *Ritter-Valli*schen Gesetze entsprechend, von den Centralorganen des Nervensystems in die peripherisehen Bahnen hinein allmählich fort. — Saure Reaktion (welche der tote Muskel zeigt, pag. 476) konnte auch am toten Nerven (nicht konstant) nachgewiesen werden (pag. 558).

Im Gehirne hören nach dem Eintritte des Todes die Funktionen augenblicklich auf (Verlust des Bewußtseins, Aufhören der Sinnestätigkeit) [daher die Mitteilungen von der Gehirntätigkeit abgeschlagener Köpfe in das Reich der Fabel zu verweisen sind]. Etwas länger dauern die vitalen Funktionen des Rückenmarkes an, namentlich der weißen Substanz; darauf sterben die großen Nervenstämme ab, dann die Nerven der Extensoren, hierauf die der Flexoren (in 3—4 Stunden); am längsten behalten die sympathischen Fasern ihre Reizbarkeit (am Darm bis 10 Stunden). — (Vgl. das Absterben der Muskeln pag. 482.) — Froschnerven können in der Kälte bis zu 20 Tagen sich reizbar erhalten.

Die Erregbarkeit der peripheren Stümpfe durchschnittener Nerven erlischt bei Tauben und Nagetieren in 2—3 Tagen, bei Huftieren am 8.—10., bei anderen Warmblütern am 4. In gemischten Nerven sterben die Fasern ungleich ab, z. B. im Vagus erst die Hemmungsnerven, später die Anregungsfasern für das Herz. Die Stümpfe der Hirnnerven behalten länger ihre Reizbarkeit als die der spinalen (*Arloing*[135]).

246. Leitung der Erregung im Nerven.

Leitungsvermögen.

Diejenige Eigensehaft des lebendigen Nerven, welche ihn befähigt, einen empfangenen Reiz durch seine Bahn hindurch fortzupflanzen, wird sein Leitungsvermögen genannt. Das leitende Element des Nerven sind die Neurofibrillen (*Bethe*[136]). — Alle Eingriffe, welche im Verlaufe der Bahn den Nerven entweder in seiner Kontinuität verletzen (Durchsehneidung, Unterbindung, Abquetschung, ehemisehe Zerstörung), oder an einer Stelle seine Erregbarkeit vernichten (absoluter Blutmangel; gewisse Gifte, z. B. Curare für die motorisehen Nerven; auch starker Anelektrotonus, § 254), zerstören das Leitungsvermögen (vgl. über Narkose des Nerven pag. 568). Die Leitung gesehieht stets nur durch direkt in Ver-

Unterbrechung der Leitung.

Gesetz der isotierten Leitung.

bindung stehende Fasern, niemals vermag die Leitung auf eine nebenliegende Faser übertragen zu werden („Gesetz der isolierten Leitung").

Die doppeltsinnige Nervenleitung.

Unter „doppelsinniger Leitung" verstehen wir das Vermögen des Nerven, nach beiden Richtungen hin einen in seinem Verlaufe angebrachten Reiz in seiner Bahn fortzupflanzen. Freilich bringt es im intakten Körper die gegebene anatomische Verknüpfung mit einem „Erregungs-" und einem „Erfolgsorgan" mit sich, daß immer nur die Leitung in der Richtung vom ersteren zum letzteren, d. h. im motorischen Nerven centrifugal, im sensiblen centripetal, eine erkennbare Wirkung zu entfalten vermag. Unter passend angeordneten Verhältnissen läßt sich jedoch zeigen, daß jeder Nerv nach beiden Richtungen hin zu leiten imstande ist (ähnlich einem unbelebten Leiter).

Elektrische Erscheinungen.

1. Wird ein Nerv gereizt, so zeigen sich in der Richtung aufwärts und abwärts am Stamme Veränderungen seiner elektrischen Eigenschaften (siehe negative Stromesschwankung im Nerven, § 252. 4).

Versuch am elektrischen Nerven

und am Sartorius

und Gracilis.

2. Wird beim Zitterwelse das hintere freie Ende der elektrischen centrifugalleitenden Nervenfaser (vgl. pag. 601) gereizt, so geraten die oberhalb davon abgehenden Zweige in Miterregung, so daß sich das ganze elektrische Organ entladet (*Babuchin*[137], *Manthey*[138]). — Wird das untere Drittel des Froschsartorius längs gespalten und nun der eine Zipfel mechanisch gereizt, so geht der Reiz in solchen gabelig geteilten Nervenfasern, deren eine Zinke in dem gereizten, die andere in dem ungereizten Muskelzipfel liegt, zuerst centripetal aufwärts bis zur Teilungsstelle, dann von hier centrifugal in den nicht gereizten Muskelzipfel, dessen Fasern nun zucken (*Kühne*[139]). — Der Musculus gracilis wird durch eine Inscriptio tendinea in zwei Hälften geteilt. Die Nerven zu beiden gehen hervor aus einer Gabelteilung je einzelner Fasern im Nervenstamm, jede Reizung des Nerven für den einen Muskelabschnitt bewirkt Zuckung in beiden Muskelhälften (*Kühne*[139]).

Leitung im Centralnervensystem.

Im Centralnervensystem werden dagegen die Reize immer nur in einer Richtung geleitet; so wird z. B. Reizung der hinteren Wurzel durch das Rückenmark auf die vordere Wurzel übertragen (Reflexübertragung), niemals aber umgekehrt Reizung der vorderen Wurzel auf die hintere.

Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im motorischen Nerven.

Geschwindigkeit der Leitung der Erregung im Nerven. — 1. Wird ein motorischer Nerv an seinem centralen Ende gereizt, so pflanzt sich, einer Wellenbewegung vergleichbar, die Erregung durch die Bahn des Nerven hindurch bis zum Muskel mit einer großen Geschwindigkeit fort, welche für den Hüftnerven des Frosches $27^1/_4$ Meter in einer Sekunde (*v. Helmholtz*[140]), für den motorischen des Menschen 33,9 Meter beträgt (*v. Helmholtz* u. *Bart*[141]).

v. Helmholtz' Methode der Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im motorischen Froschnerven.

Methode: — *v. Helmholtz*[140] (1850) bestimmte für den motorischen Froschnerven die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung nach der Methode von *Pouillet*, welche darauf beruht, daß die Nadel des Galvanometers durch einen nur kurze Zeit dauernden Strom abgelenkt wird: — die Größe der Ablenkung ist proportional der Dauer und der (hier bekannten) Stärke des Stromes. Die Methode selbst wird nun so verwendet, daß man den „zeitmessenden Strom" schließt in dem Momente, in welchem der Nerv gereizt wird, und ihn wieder öffnen läßt, wenn der Muskel zuckt. Reizt man nun den Nerven einmal an dem äußersten centralen Ende, das zweite Mal dicht an seinem Eintritte in den Muskel, so wird in letzterem Falle die Zeit zwischen Reizbeginn und Zuckung kürzer sein (also der Galvanometerausschlag geringer ausfallen) als im ersteren Falle, da der Reiz durch den ganzen Nerven bis zum Muskel hin zu verlaufen hat. Die Differenz beider Zeiten ist die Fortpflanzungszeit für den Reiz in der untersuchten Nervenstrecke.

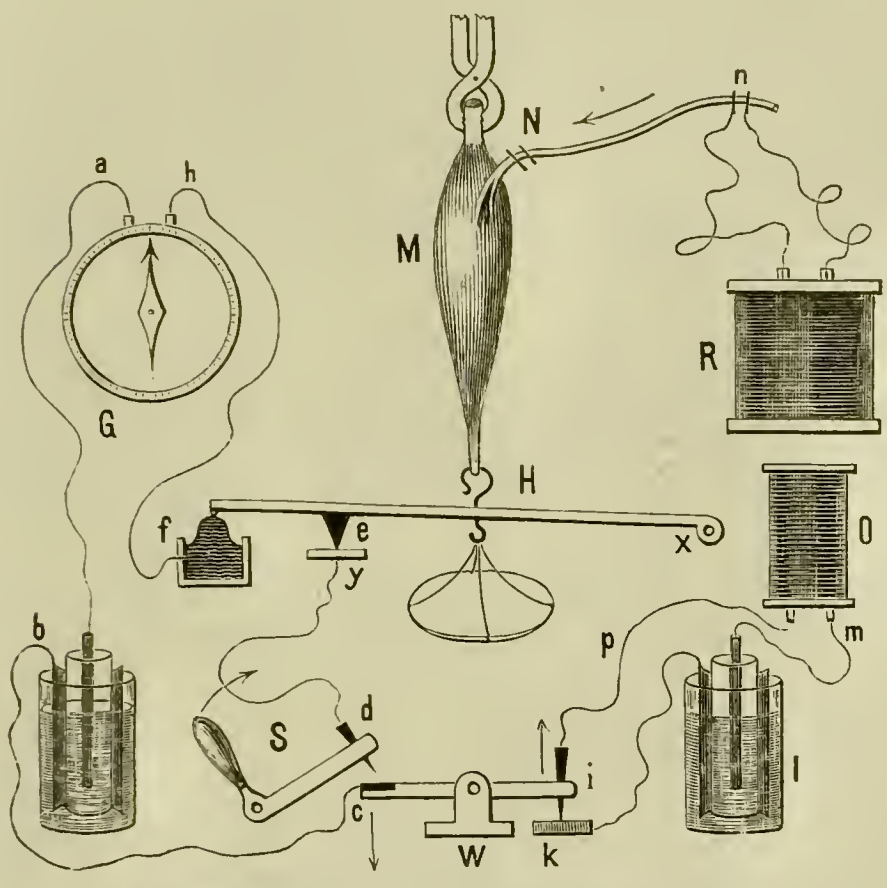
Fig. 169 gibt ein Schema der Versuchsanordnung. Das Galvanometer *G* wird in den (vorläufig noch offenen), den zeitmessenden Strom liefernden Kreis (*a b c d e f h*) eingeschaltet. Der Schluß erfolgt durch das Niederdrücken des Hebels *S*, wobei *d* die Platinplatte *c* der Wippe *W* niederdrückt. Sofort mit dem beginnenden Schluß schlägt die Magnetnadel aus; die Größe des Ausschlages wird festgestellt. In demselben Momente nun, in welchem der Strom zwischen *c* und *d* geschlossen wird, wird durch Erhebung des Endes der Wippe bei *i* der primäre Kreis des Induktionsapparates (*k i p O*

m l) geöffnet. Hierdurch wird in der Induktionsspirale *R* ein Öffnungsschlag induziert, der den Nerven des Froschschenkels bei *n* reizt. Der Reiz pflanzt sich durch den Nerven zum Muskel *(M)* hin fort; letzterer zuckt, sobald er ihn erreicht hat, und öffnet durch Erhebung des Hebels *H* (der um *x* drehbar ist) den zeitmessenden Strom bei dem Doppelkontakte *e* und *f*. Im Momente der Öffnung hört der weitere Ausschlag der Magnetnadel auf. [Der Kontakt in *f* besteht aus der zu einem Faden ausgezogenen Quecksilberkuppe. Senkt sich nach der Zuckung des Muskels der Hebel *H* nieder, so daß die Spitze *e* auf die darunter liegende feste Platte *y* zurücksinkt, so bleibt der Kontakt bei *f* dennoch offen, also auch der Galvanometerkreis.]

Graphische Methode.

In noch einfacherer Weise läßt sich die Geschwindigkeit der Erregungsleitung messen durch graphische Verzeichnung zweier Muskelzuckungen, die durch Reizung des Nerven an zwei möglichst weit voneinander entfernten Stellen ausgelöst werden: der Unterschied der Latenzstadien der beiden gegeneinander merklich verschobenen, sonst aber kongruenten Kurven entspricht der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in der zwischenliegenden Nervenstrecke (*v. Helmholtz*[140], *Engelmann*[142]). In analoger Weise bestimmten *v. Helmholtz* u. *Baxt*[141] die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Reizes im N. medianus am Menschen: die Muskulatur des Daumenballen verzeichnete ihre Zuckung (Dickenkurve) auf einem schnell rotierenden Cylinder, die Reizung des Nerven geschah das eine Mal in der Achselhöhle, das zweite Mal im Handgelenke.

Fig. 169.



v. Helmholtz' Methode zur Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Nervenreizes.

Elektrische Methode.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven kann endlich auch unabhängig vom Muskel (daher ebenso gut am sensiblen, wie am motorischen Nerven, s. unten) durch die Beobachtung der Veränderung der elektrischen Eigenschaften des Nerven während der Erregung (negative Stromesschwankung, vgl. § 252. 5) gemessen werden.

Einflüsse auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven unterliegt den folgenden Einflüssen: sie wird verlangsamt durch Kälte (*v. Helmholtz*[140]), — durch den Anelektrotonus (vgl. § 254), während der Katelektrotonus sie beschleunigt (*Rutherford*[143], *Wundt*[144]), — durch Erstickung, bzw. Narkose (*Fröhlich*[145], *Koike*[146]), — durch längere Tätigkeit des Nerven (*Haberlandt*[147]). Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit ist an allen Stellen des Nerven die gleiche (*R. du Bois-Reymond*[148], *Engelmann*[142]). Nach älteren Untersuchungen soll die Fortpflanzungsgeschwindigkeit mit der Stärke des Reizes zunehmen (*Durig*[149]); nach neueren ist sie dagegen bei verschieden starken Reizen gleich groß (*R. du Bois-Reymond*[148], *Engelmann*[142], *Piper*[150], *A. Fischer*[151]).

Fortpflanzungsgeschwindigkeit im sensiblen Nerven.

2. Im sensiblen Nerven des Menschen pflanzt sich die Erregung sehr wahrscheinlich ebenso schnell wie im motorischen fort; die ermittelten Werte schwanken allerdings in der erheblichen Breite zwischen 94 bis 30 Meter in 1 Sekunde (*v. Helmholtz*[140], *Schelske*[152], *Hirsch*[153], *Kohlrausch*[154], *de Jaager*[155], *v. Wittich*[156], *Kiesow*[157]).

Methode der Bestimmung.

Methode: — Bei einer Versuchsperson werden hintereinander zwei, vom Gehirn möglichst ungleich weit entfernte Punkte momentan gereizt (z. B. Ohrmuschel und die große Zehe etwa durch einen Induktions-Öffnungsschlag); das Reizmoment wird markiert. Die Versuchsperson hat nun beide Male, sobald sie die Reizung empfindet, ein auf die

Tafel zu vermerkendes Zeichen abzugeben. (Über die hierbei in Betracht kommende „Reaktionszeit“ vgl. § 287.) — Durch die elektrische Methode (s. oben) läßt sich einwandfrei nachweisen, daß die Erregung im Nerven in jeder Richtung, ebenso im motorischen und sensiblen Nerven mit derselben Geschwindigkeit geleitet wird.

3. Sehr viel geringer ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im marklosen Nerven. So wurde beobachtet eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit in 1 Sekunde am motorischen Muschelnerven von Anodonta 1 *cm* (*Fick*[158]), am Mantelnerv der Cephalopoden (Eledone moschata) 40 *cm* — 1 *m* (*v. Uexküll*[159]), 2—3,5 *m* (*Fuchs*[160]), 3,5—5,5 *m* (*Boruttau*[161]), am Scherennerv des Hummers 6 *m* bei 10—12°, 10—12 *m* bei 18—20° (*Fréricq* u. *Vandervelde*[162]); — am marklosen Olfactorius des Hechtes 6—9 *cm* bei 5°, 16—24 *cm* bei 20° (*Nicolai*[163]), am marklosen Nerven des Rindes und Schweines 65—77 *cm* (*A. Fischer*[151]).

Krankhafte Verlangsamung der Nervenleitung.

Pathologisches: — Man hat bei Tabes dorsalis mitunter die merkwürdige Beobachtung einer auffallend verspäteten Leitung in den Gefühlsnerven der Haut gemacht. Hierbei kann die Empfindung selbst unverändert sein. Mitunter sah man bloß die Leitung der Schmerzempfindung verlangsamt, so daß ein schmerzhafter Eingriff auf die Haut zuerst nur als Tastempfindung und dann als Schmerz perzipiert wurde, oder auch umgekehrt. Ist der zeitliche Abstand in diesen beiden Wahrnehmungen besonders groß, so kommt es zu einer völlig getrennten Doppelempfindung (*F. Fischer*[164]). Bei Tabetikern ist auch Verzögerung im Eintreten der Reflexbewegungen beobachtet worden.

Im Gebiete der motorischen Nerven findet sich verzögerte Leitung für Willkürbewegung, z. B. bei seniler Paralysis agitans; ferner beobachtete man in seltenen Fällen, daß bei sonst gut entwickelter Muskulatur willkürliche Bewegungen nur sehr viel langsamer ausgeführt werden konnten, da die Zeit zwischen dem Willensimpulse und der Contraction verlängert war und außerdem die Muskeln sich in längerer Zeit, also mehr toniseh zusammenzogen (pag. 494).

Erregungsleitung im Centralnervensystem.

Die Leitung der Erregung innerhalb des Centralnervensystems erfolgt bedeutend langsamer als im peripheren Nerven; vgl. § 275 und 287.

Literatur (§ 241—246).

1. *Nissl:* Neurolog. Centralbl. **13**, 1894, 676, 781, 810. Allg. Zeitschr. f. Psychiatr. **48**, 1892, 197, 675. — 2. *Ewald* u. *Kühne:* Verh. d. naturhistor. med. Vereins zu Heidelberg. N. F. **1**, 1876, 457. — 3. *Waldeyer:* D. m. W. 1891. — 4. *v. Lenhossék:* Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschung. 2. Aufl. Berlin 1895. — 5. *Verworn:* Das Neuron in Anatomie und Physiologie. Jena 1900. Med. Klinik 1908, Nr. 4. — 6. *His:* A. A. 1883. 1887, 368. 1889, 249. 1890, Suppl., 95. L. A. **13**, 1886, 479. — 7. *Ramón y Cajal:* Trabajos de Laboratorio de Investigaeiones biologicas de la Universidad de Madrid. **4**, 1906. Génesis de las Fibras nerviosas del Embrión. — 8. *Harrison:* Journ. of exp. Zool. **4**, 1907. Amer. journ. of Anat. **7**, 1907. — 9. *Nissl:* Die Neuronenlehre und ihre Anhänger. Jena 1903. — 10. *Bethe:* Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903. — 11. *Schenck:* Die Bedeutung der Neuronenlehre für die allgemeine Nervenphysiologie. Würzburger Abhandl. **2**, 1902, H. 7. — 12. *Pflüger:* P. A. **112**, 1906, 1. — 13. *v. Apáthy:* Mitt. d. zoolog. Station z. Neapel. **12**, 1897. 495. — 14. *Bethe:* Morpholog. Arbeit. **8**, 1897, 95. Biol. Centralbl. **18**, 1898, 843. A. m. A. **55**, 1900, 513. — 15. *Hensen:* Die Entwicklungsmechanik der Nervenbahnen im Embryo der Säugetiere. Kiel u. Leipzig 1903. — 16. *O. Schultze:* A. m. A. **66**, 1905. — 17. *Steinach:* P. A. **125**, 1908, 239, 290, 347. — 18. *Bethe:* E. P. **3**, 2, 1904, 195. — 19. *Bethe:* A. m. A. **50**, 1897, 460, 589. **51**, 1898, 382. — 20. *Steinach:* P. A. **78**, 1899, 291. — 21. *Nissl:* M. m. W. 1898. — 22. Zusammenfassende Darstellung: *Thudichum:* Die chemisehe Konstitution des Gehirns der Menschen und der Tiere. Tübingen 1901. *Fränkel:* E. P. 8, 1909, 212. — 23. *Halliburton:* J. o. P. **15**, 1894, 90. E. P. **4**, 1905. 23. — 24. *Liebreich:* A. Ch. Ph. **134**, 1865, 29. — 25. *Rosenheim* u. *Tebb:* J. o. P. **36**, 1907, 1. — 26. *Baldi:* A. P. 1887, Suppl., 100. — 27. *W. Müller:* A. Ch. Ph. **105**, 1858, 361. — 28. *Parcus:* In.-Diss. Leipzig 1881. J. p. Ch. **24**, 1881, 310. — 29. *Wörner* u. *Thierfelder:* Z. ph. Ch. **30**, 1900, 542. *Thierfelder:* Z. ph. Ch. **43**, 1904, 21. **44**, 1905, 366. **46**, 1905, 518. *Kitagawa* u. *Thierfelder:* Z. ph. Ch. **49**, 1906, 286. — 30. *Bünz:* Z. ph. Ch. **46**, 1905, 47. — 31. *Tebb:* J. o. P. **34**, 1906, 106. — 32. *Baumstark:* Z. ph. Ch. **9**, 1885, 145, 187. — 33. *Petrowsky:* P. A. **7**, 1873, 367. — 34. *Dimitz:* B. Z. **28**, 1910, 295. — 35. *Kühne* u. *Chittenden:* Z. B. **26**, 1890, 291. — 36. *Funke:* A. A. P. 1859, 835. C. m. W. 1869, 721. — 37. *Langendorff:* Neurolog. Centralbl.

1885. Nr. 24. — 38. *Müller* u. *Ott:* P. A. **103**, 1904, 493. — 39. *Moriya:* Z. ph. Ch. **43**, 397. — 40. *Ehrlich:* Das Sauerstoffbedürfnis des Organismus. Berlin 1885. D. m. W. 1886, Nr. 4. — 41. *Verworn:* A. P. 1900. 385. 1900, Suppl., 105 u. 152. — 42. *Winterstein:* A. P. 1900, Suppl., 177. C. P. **21**, 1907, 869. Z. a. P. **6**, 1907, 315. — 43. *Lipschütz:* Z. a. P. 8, 1909, 512. — 44. *Hodge:* Journ. of Morphology. **7**, 1892, 95. An. An. **9**, 1894, 706. J. o. P. **17**, 1894, 129. — 45. *Vas:* A. m. A. **40**. — 46. *Nissl:* Allg. Zeitschr. f. Psychiatr. **52**. — 47. *Mann:* Journ. of Anat. and Phys. **29**, 100. — 48. *v. Baeyer:* Z. a. P. **1**. 1902, 265. **2**, 1903, 169 u. 180. *Bars:* P. A. **103**, 1904 276. — 49. *Fillié:* Z. a. P. 8, 1909, 492. — 50. *Thörner:* Z. a. P. 8, 1909, 530. — 51. *Fröhlich:* Z. a. P. **3**, 1903, 75, 121. — 52. *Thunberg:* C. P. **18**, 1904, 555. S. A. **17**, 1905, 74. — 53. *v. Kries:* A. P. 1884, 337, 368. — 54. *Piper:* Elektrophysiologie menschl. Muskeln. Berlin 1912. — 55. *Overton:* Studien über Narkose. Jena 1901. Verh. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte zu Kassel. **II**, 2, 1904, 416. — 56. *H. Meyer:* A. P. P. **42**, 1899, 109. 119. **46**, 1901, 338. — 57. *Setschenow:* Über die elektrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches. Graz 1868. — 58. *Grützner:* P. A. **17**. 1878, 215. **53**, 1893, 83. **58**, 1894, 69. — 59. *Breyer:* P. A. **99**, 1903, 481. — 60. *Kühne:* A. A. P. 1859, 213. 1860, 315. — 61. *Ranke:* Die Lebensbedingungen der Nerven. Leipzig 1868. — 62. *Biedermann:* S. W. A. **83**, 1881, 3. Abt. — 63. *Eckhard:* Z. r. M. (2). **1**, 1851, 303 — 64. *Emanuel:* A. P. 1905, 482. — 65. *Rosenthal:* Allg. med. Centralzeit. 1859, Nr. 96. *Rosenthal* u. *Afanasieff*: A. A. P. 1865, 691. — 66. *Hafemann:* P. A. **122**, 1908. — 67. *Pickford:* Z. r. M. **10**, 1851, 101. (2), **1**, 1851, 335. — 68. *Eckhard:* Z. r. M. **10**, 1851, 165. — 69. *Gotch* u. *Macdonald*: J. o. P. **20**, 1896, 247. — 70. *Howell:* J. o. P. **16**, 1894, 298. — 71. *v. Uexküll:* Z. B. **31**, 1895, 148. **32**, 1895, 438. **38**, 1899, 291. — 72. *Oinuma:* Z. B. **53**, 1909, 303. — 73. *v. Frey:* W. B. 1910. — 74. *Tigerstedt:* Studien über mechanische Nervenreizung. Helsingfors 1880. Beitr. z. Physiol., *C. Ludwig* gewidmet. Leipzig 1887. 82. — 75. *Zederbaum:* A. P. 1883, 161. — 76. *Ducceschi:* P. A. **83**, 1900, 38. — 77. *Heidenhain:* Physiologische Studien. Berlin 1856. pag. 129. M. U. **3**, 1857. **4**, 1858, 124. — 78. *Axenfeld:* C. P. **6**, 1893, 299. — 79. *Langendorff* u. *Schubert:* C. m. W. 1882, 114. *Langendorff:* Arch. f. d. ges. Med. 1882. — 80. *Du Bois-Reymond:* Unters. über tier. Elektric. **1**, 1848, 258. — 81. *Grützner* u. *Schott:* P. A. **48**, 1891, 354. — 82. *Hoorweg:* P. A. **52**, 1892, 87. **74**, 1899, 1. **83**, 1901, 89. **85**, 1901, 106. **87**, 1901, 94. **91**, 1902, 208. **103**, 1904, 113. — 83. *Hermann:* P. A. **83**, 1901, 353. **86**, 1901, 103. — 84. *Weiss:* C. r. soc. biol. **53**, 1901, 400, 440, 466, 523. J. d. P. **5**, 1903, 239. C. r. **132**, 1901, 999. — 85. *v. Fleischl:* S. W. A. **76**, 3. Abt., 1877. **82**. 3. Abt., 1880. — 86. *Fick:* Unters. über elektr. Nervenerregung. Braunschweig 1864. — 87. *König:* S. W. A. **62**, 2. Abt., 1870, 537. — 88. *Albrecht, Meyer* u. *Giuffrè:* P. A. **21**, 1880, 462. — 89. *Leicher:* Unters. aus d. physiol. Instit. d. Univ. Halle. Heft **1**, 1888, 1. — 90. *Mareuse:* W. V. N. F. **10**, 1877. — 91. *Tschirjew:* A. P. 1877, 489. — 92. *Pflüger:* Unters. über d. Physiol. d. Elektrotonus. Berlin 1859, pag. 446. — 93. *v. Frey:* A. P. 1883, 43. — 94. *Soltmann:* Jahrb. für Kinderheilkunde 1877. — 95. *Westphal:* Neurolog. Centralbl. 1886, 361. — 96. *Fröhlich:* Z. a. P. **3**, 1904, 468. — 97. *Pflüger:* P. A. **122**, 1908, 593. — 98. *Bernstein:* P. A. **15**, 1877, 289. — 99. *Wedensky:* C. m. W. 1884, Nr. 5. — 100. *Bowditch:* A. P. 1890, 505. — 101. *Durig*: C. P. **15**, 1901, 751. — 102. *Brodie* u. *Halliburton*: J. o. P. **28**, 1902, 181. — 103. *Beek:* P. A. **122**, 1908, 585. — 104. *Edes:* J. o. P. **13**, 1892, 431. — 105. *Sowton:* P. R. S. **66**, 379. — 106. *Garten:* Beitr. z. Physiol. d. marklosen Nerven. Jena 1903. — 107. *Waller:* Philos. Transact. 1850, II, 423. A. A. P. 1852, 392. C. r. **34**, 1852, 393, 524, 582, 675, 842, 979. Nouvelle méthode anatomique pour l'investigation du système nerveux. Bonn 1852. — 108. *Mönekeberg* u. *Bethe:* A. m. A. **54**, 1899, 135. — 109. *Mott* u. *Halliburton:* P. R. S. **68**, 1901, 149. Philos. Transact. of the Royal Soc. **194**, B. 1901. J. o. P. **26**, 1901, XXV. — 110. *Jamin:* Experimentelle Untersuchungen zur Lehre von der Atrophie gelähmter Muskeln. Jena 1904. — 111. *Nissl:* Allg. Zeitschr. f. Psychiatr. **48**, 1892, 197, 675. — 112. *Marineseo:* C. r. soc. biol. 1896. A. P. 1899, 89. Journal de Neurologie 1900. Neurol. Centraibl. 1892, 463, 505, 564. — 113. *van Gehuehten:* 12. internat. med. Kongreß in Moskau 1897. — 114. *v. Büngner:* Ziegl. Beitr. z. pathol. Anat. **10**, 1891, 321. — 115. *Langley:* P. R. S. **62**, 1897, 331. *Langley* u. *Anderson:* J. o. P. **31**, 1904, 366. — 116. *Bethe:* s. unter 10, pag. 215. P. A. **116**, 1907, 479. — 117. *Stransky:* W. k. W. 1899, 833. — 118. *Erb:* D. A. k. M. **4**, 1868, 242. **5**, 1869, 42. — 119. *Philipeaux* u. *Vulpian:* C. r. 1859. J. d. P. **3**, 1860. — 120. *Bethe:* s. unter 10, pag. 153 u. 182. — 121. *Barfurth:* An. An. **27**, Ergänzungsheft, 1906, 160. — 122. *Grünhagen:* P. A. **6**, 1872, 180. — 123. *Ziemssen* u. *Weiss:* D. A. k. M. **4**, 1868, 579. — 124. *Piotrowsky:* A. P. 1893, 205. — 125. *Wedensky:* P. A. **100**, 1903, 1. — 126. *Grützner:* P. A. 28, 1882, 130. — 127. *Weiss:* P. A. **72**, 1898, 15. **75**, 1899, 265. — 128. *I. Munk* u. *P. Schultz:* A. P. 1898, 297. — 129. *Eickhoff:* P. A. **77**, 1899, 156. — 130. *Rollett:* S. W. A. **70**, 7. **71**, 33. **72**, 349, 1874—1876, 3. Abt. — 131. *Grützner:*

Breslauer ärztl. Zeitschr. 1883, 190. — 132. *Osswald:* P. A. **50**, 1891, 215. — 133. *Bowditch:* Amer. journ. of the med. scienc. 1887, 444. — 134. *Biedermann:* S. W. A. **95**, 1887, 3. Abt., 8. — 135. *Arloing:* A. d. P. (5) 8, 1896, 75. — 136. *Bethe:* An. An. **37**, 1911, 129. — 137. *Babuchin:* A. P. 1877, 262. — 138. *Mantey:* A. P. 1882, 75 u. 387. Sitz. Ber. d. Akad. d. Wiss. z. Berlin 1882, 477. — 139. *Kühne:* A. A. P. 1859, 595. Z. B. **22**. 1886, 305. — 140. *v. Helmholtz:* Monatsber. d. Berl. Akad. 1850, 14. Königsberger naturw. Abhandl. **2**, 1851, 169. A. A. P. 1850, 71, 276. 1852, 199. — 141. *v. Helmholtz* u. *Baxt:* Monatsber. d. Berl. Akad. 1867, 228. 1870, 184. — 142. *Engelmann:* A. P. 1901, 1. — 143. *Rutherford:* Journ. of anat. and phys. (2) **1**, 1867, 87. — 144. *Wundt:* Untersuchungen z. Mechanik d. Nerven u. Nervencentren. Erlangen 1871, **1**, 245. — 145. *Fröhlich:* Z. a. P. **3**, 1903, 148. — 146. *Koike:* Z. B. **55**, 1911, 311. — 147. *Haberlandt:* P. A. **137**, 1911, 435. A. P. 1910, Suppl., 213. — 148. *R. du Bois-Reymond:* A. P. 1900, Suppl., 68. — 149. *Durig:* P. A. **92**, 1902, 293. — 150. *Piper:* P. A. **124**, 591. **127**, 474. Vgl. auch Nr. 54. — 151. *Fischer:* Z. B. **56**, 1911, 505. — 152. *Schelske:* A. A. P. 1864, 151. — 153. *Hirsch:* M. U. **9**, 1865, 183. — 154. *Kohlrausch:* Z. r. M. (3) **28**, 1866, 190. **31**, 1868, 410. — 155. *de Jaager:* A. A. P. 1868, 657. — 156. *v. Wittich:* Z. r. M. (3) **31**, 1868, 87, 106. — 157. *Kiesow:* Z. P. P. **35**, 132. A. i. B. **40**, 1904, 273. — 158. *Fick:* Beitr. z. vergl. Physiol. d. irritabl. Substanzen. Braunschweig 1863. — 159. *v. Uexküll:* Z. B. **28**, 1891, 550. **30**. 1894, 317. — 160. *Fuchs:* S. W. A. **103**, Abt. 3, 1894, 107. — 161. *Boruttau:* P. A. **66**, 1897, 285. — 162. *Fredericq* u. *Vandevelde:* Bull. d. l'Acad. roy. d. Belgique. (2) **47**, 1879. C. r. **91**, 1879, 239. — 163. *Nicolai:* P. A. **85**, 1901, 65. — 164. *Fischer:* B. k. W. 1881, 33 u. 34.

Elektrophysiologie.[1]

247. Physikalische Vorbemerkungen. — Der galvanische Strom. — Die Elektromotoren. — Leitungswiderstand. — Ohmsches Gesetz. — Das Rheochord.

1. Bringt man zwei der unten benannten differenten Körper miteinander in direkte Berührung, so wird an dem einen derselben positive, an dem anderen negative Elektrizität wahrgenommen. Nach dem weiter unten zu besprechenden Verhalten der Körper teilt man dieselben in Leiter und Nichtleiter, erstere wieder in Leiter erster und zweiter Klasse.

Erreger der ersten Klasse. Die Leiter der ersten Klasse (hauptsächlich die Metalle) lassen sich in eine solche Reihe (Spannungsreihe) anordnen, daß bei der Berührung der erstbenannten mit einem der folgenden der erste Körper negativ, der letztere positiv elektrisch wird. Diese

Spannungsreihe. Spannungsreihe ist:

— Braunstein, Kohle, Platin, Gold, Silber, Kupfer, Eisen, Zinn, Blei, Zink +.

Erreger der zweiten Klasse. 2. Die Flüssigkeiten, z. B. die Lösungen von Säuren, Alkalien oder Salzen, nennt man Leiter der zweiten Klasse. Sie bilden keine bestimmte Spannungsreihe untereinander. Werden in diese Flüssigkeiten Leiter der ersten Klasse eingetaucht, so zeigen sich die nach der + Seite der Spannungsreihe hin liegenden Metalle, namentlich das Zink, am stärksten negativ elektrisch, weniger diejenigen, welche gegen die — Seite der Spannungsreihe hin liegen.

Galvanische Kette. 3. Taucht man in eine Flüssigkeit zwei verschiedene Leiter der ersten Klasse (ohne daß sie sich direkt berühren), z. B. Zink und Kupfer, so zeigt sich am hervorragenden Ende des Zinkes freie negative Elektrizität, an dem freien Ende des Kupfers freie positive Elektrizität. Eine derartige Verbindung zweier Leiter der ersten Klasse mit einem Leiter der zweiten Klasse wird galvanisches Element, eine Zusammenstellung mehrerer Elemente eine galvanische Kette oder Batterie genannt. Solange die beiden Metalle getrennt in der Flüssigkeit sich befinden, heißt die Kette eine offene, sobald jedoch die frei hervorragenden Enden etwa durch einen Drahtbügel miteinander verbunden werden, ist die Kette geschlossen und es entsteht ein galvanischer Strom. Es fließen alsdann beide Elektrizitäten zur Ausgleichung gegenseitig ineinander über, während in demselben Maße, in welchem die Spannungen sich ausgleichen, fort und fort neue Elektrizitäten in der Kette erzeugt werden. Die Kraft, welche in dem galvanischen Element die entgegengesetzten Elektrizitäten fortgesetzt an den beiden Polen anhäuft und so den elektrischen Strom im Leitungsdraht verursacht, heißt elektromotorische Kraft (oder Polspannung). Sie hängt nur ab von der Natur der das Element zusammensetzenden Stoffe, nicht von ihrer Größe und Gestalt.

Der galvanische Strom.

Elektromotorische Kraft.

Stromstärke. Unter Stromstärke versteht man die Elektrizitätsmenge, welche in einer Sekunde durch den Querschnitt der Leitung fließt. Von der Stromstärke ist die Stromdichtigkeit

zu unterscheiden. Da durch einen beliebigen Querschnitt der Strombahn stets die gleiche Menge von Elektrizität hindurch fließt, so muß offenbar, wenn die Größe des Querschnittes in der Leitung variiert, die Elektrizität dichter sein an den verengten Stellen, sie muß weniger dicht an den größeren Querschnitten sein. Bezeichnet S die Stromstärke und q den Querschnitt der betreffenden Stelle, so ist die Dichtigkeit (d) an dieser letzteren: $d = S:q$. *Dichtigkeit des galvanischen Stromes.*

Der galvanische Strom findet auf seinem Wege Widerstände vor, welche man „Leitungswiderstand" (W) nennt. Dieser ist — 1. der Länge (l) der Leitung direkt proportional; — 2. dem Querschnitte derselben (q) umgekehrt proportional, — und 3. ist er von der Natur des Materials abhängig (spezifischer Leitungswiderstand = s). Also ist der Leitungswiderstand $W = (s.l):q$. — Der spezifische Leitungswiderstand der verschiedenen Substanzen ist sehr verschieden; bei den Metallen ist er relativ klein, bei Flüssigkeiten sehr groß. Das spezifische Leitungsvermögen wird jetzt gewöhnlich auf dasjenige des Quecksilbers als Einheit bezogen. Hiernach ist das Leitungsvermögen des Kupfers 55, dasjenige des Eisens 6—10, des Neusilbers 3—6; bei Flüssigkeiten ist dasselbe sehr klein; für konzentrierte Kochsalzlösung 2 Hunderttausendstel, für konzentrierte Kupfersulfatlösung 4 Milliontel. Der Leitungswiderstand nimmt bei Metallen mit Zunahme der Temperatur zu, bei Flüssigkeiten ab. *Leitungswiderstand.*

Leitung tierischer Gewebe: — Bei den tierischen Geweben ist der Leitungswiderstand sehr groß, meist gegen millionenmal größer als bei den Metallen. Ein konstanter Strom, welcher von der Haut aus zugeleitet dureh den menschlichen Körper kreist, findet stetig geringeren Widerstand, und zwar wegen der galvanischen Wasserdurchleitung in die Epidermis (§ 190) und der stärkeren Füllung der Gefäße infolge der Hautreizung. Der Ort des Widerstandes ist die Epidermis, nach deren Entfernung (Blasenpflaster) sinkt derselbe stark. Der Widerstand nimmt ab bei größerer Elektrodenfläche, größerer Feuchtigkeit, Erwärmung und größerer Konzentration der Durchtränkungsflüssigkeit der Elektroden. — Wird der Strom quer durch die Muskelfasern geführt, so findet er einen bis neunmal größeren Widerstand, als wenn derselbe der Länge nach durch die Fasern fließt. Bei der Längsdurchströmung ist der Leitungswiderstand etwa $2^1/_2$millionenmal größer als der des Hg. Ähnlich verhält es sich beim Nerven (*Hermann*[2]). — Prüft man den Leitungswiderstand mit Wechselströmen, so zeigt derselbe viel niedrigere Werte (als sie sich bei Anwendung des konstanten Stromes zeigen), weil hier das Auftreten der Polarisation, speziell der „inneren", größtenteils wegfällt (*v. Frey* u. *Windscheid*[3]). *Alt* und *Schmidt*[4] geben folgende Tabelle der Abstufung des Leitungswiderstandes der Gewebe: Nerv 0,17, Muskel 1, Blut 1, Haut 1.25, Hirn 1,57, Sehne 3.25, Fett 3,92, Muskelscheide 4,41, Knochen 14,1. *Leitungswiderstand tierischer Gewebe.*

Der gesamte Leitungswiderstand in der geschlossenen Kette setzt sich nun zusammen: — 1. aus dem Widerstande im Schließungsbogen („äußerer Widerstand") und — 2. aus dem Widerstande innerhalb der Kette selbst („innerer Widerstand"). Der letztere ist um so kleiner, je größer die Oberfläche der in die Flüssigkeit eintauchenden Platten und je kleiner ihre Entfernung voneinander ist.

Die Stärke des galvanischen Stromes (S) ist der elektromotorischen Kraft (E) [oder der elektrisehen Spannung] direkt proportional, dem gesamten Leitungwiderstande (L) umgekehrt proportional. *Ohmsches Gesetz.*

Also $S = E:L$ (*Ohm*sches Gesetz, 1827).

Aus dem *Ohm*schen Gesetze lassen sich zwei für die Elektrophysiologie wichtige Gesetze ableiten, nämlich: — I. Findet sich ein sehr großer Widerstand im Schließungsbogen (wie es also der Fall ist, wenn ein Nerv oder Muskel in den Schließungsbogen eingeschaltet ist), so läßt sich die Stromstärke nur vergrößern durch Vermehrung der Zahl der elektromotorischen Elemente, und zwar werden dieselben hierfür „hintereinander" geschaltet, d. h. der + Pol des einen mit dem — Pol des anderen verbunden usw. — II. Wenn aber der Leitungswiderstand im Schließungsbogen (im Vergleich zu dem in der Kette) sehr klein ist, so kann nicht durch Vermehrung der Zahl der Elemente eine Vergrößerung der Stromstärke entstehen, sondern nur durch Vergrößerung der Oberflächen der Platten im Elemente. Einer Vergrößerung der Oberfläche der Platten im Elemente kommt es gleich, wenn man die Elemente „nebeneinander" schaltet, d. h. es werden alle + Pole miteinander und andrerseits alle — Pole miteinander verbunden.

Die elektrischen Größen werden nach folgenden Einheiten gemessen:

Einheit der elektromotorischen Kraft ist das „Volt". Ein *Daniell*sches Element hat eine elektromotorische Kraft von 1,1 Volt. *Maß der elektromotorischen Kraft,*

Einheit des Widerstandes ist das „Ohm". Dasselbe ist gleich dem Widerstande einer Quecksilbersäule von 0° C, 1 mm^2 Querschnitt und 1,062 m Länge. Das Ohm ist daher nur wenig größer als die frühere *Siemens*sche Einheit (von 1 m Länge und 1 mm^3 Querschnitt). *des Widerstandes*

Einheit der Stromstärke ist das „Ampère", d. h. der Strom, welchen eine elektromotorische Kraft von 1 Volt in einem Stromkreis von 1 Ohm Widerstand erzeugt: *und der Stromstärke.*

$1\,\text{Ampère} = \frac{1\,\text{Volt}}{1\,\text{Ohm}}$. Ein Ampère erzeugt in 1 Sekunde 0,174 cm^3 Knallgas (bei 0^0 und 760 *mm* Luftdruck).

Bei Durchströmung eines Leiters wird durch den elektrischen Strom Wärme erzeugt. Dieselbe ist proportional dem Produkt aus Widerstand und Quadrat der Stromstärke oder (nach dem *Ohm*schen Gesetz) aus Stromstärke und elektromotorischer Kraft. Dieses Produkt aus Ampère und Volt wird 1 „Watt" genannt.

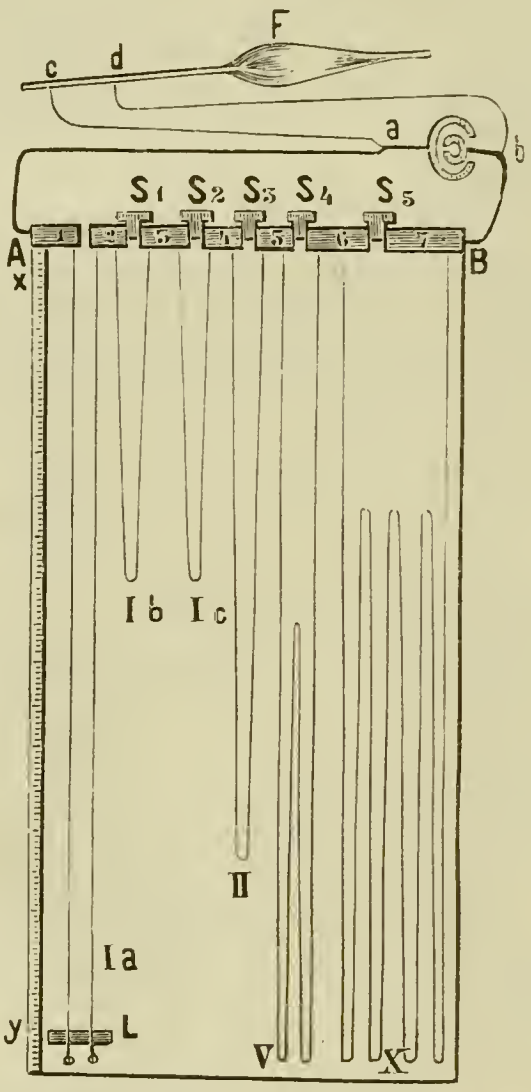
Teilung des galvanischen Stromes.

Teilt man den Schließungsbogen der galvanischen Kette von dem einen Pole aus in zwei (oder mehrere) Leitungen, die sich nach dem anderen Pole hin wieder vereinigen, so ist zunächst die Summe der Stromstärken in den einzelnen Leitungen gleich der Stärke des ungeteilten Stromes. Sind ferner die verschiedenen Leitungen verschieden (nach Länge, Querschnitt und Material), so verhalten sich die durch die Leitungen gehenden Stromstärken umgekehrt wie die Leitungswiderstände.

Das Rheochord von Du Bois-Reymond.

Nach diesem Prinzipe (der „Nebenschließung") ist das *Du Bois-Reymond*sche Rheochord — verfertigt, welches gestattet, von einem galvanischen Strome einen nach seiner Stärke beliebig abgestuften Stromzweig zur Erregung von Nerv oder Muskel abzuleiten.

Fig. 170.



Schema des Rheochords von *Du Bois-Reymond*.

Von den beiden Polen (Fig. 170 *a b*) einer konstanten Kette gehen je zwei Leitungen ab, von denen die eine *(a c* und *b d)* zu dem Nerven des Froschpräparates *(F)* hinführt. Die eingeschaltete Nervenstrecke *(c d)* setzt diesem Stromzweige *(a c d b)* einen sehr großen Widerstand entgegen. Der zweite von *a* und *b* abgeleitete Stromzweig *(a A, b B)* läuft durch eine dicke Messingleiste *(A B)*, welche aus 7 nebeneinander liegenden Stücken (1—7) zusammengefügt ist, welche (mit Ausnahme der Lücke zwischen 1 und 2) durch die in die Zwischenlücken eingesteckten Messingstöpsel *(S_1* bis *S_5)* zu einer ununterbrochenen Leitung vereinigt sind. Hierbei geht durch die Nervenstrecke *(c d)*, die sehr großen Leitungswiderstand bietet, nur ein minimaler Stromzweig, während durch die sehr gut leitende Bahn der Messingklötze *(A—B)* weitaus der größte Teil des galvanischen Stromes geht. Fügt man in diese letztere Bahn größere Widerstände ein, so muß natürlich der Stromzweig *a c d b* sich entspreehend verstärken. Diese Widerstände können durch die mit *Ia, Ib, Ic, II, V, X* bezeichneten Strecken dünnen Drahtes eingeschaltet werden, indem man die entsprechenden Messingstöpsel aus der Messingleiste herauszieht. Die durch die verschiedenen Drahtstrecken *(Ia—X)* gegebenen Widerstände verhalten sich so, daß *Ia, Ib* und *Ic* je eine Einheit des Leitungswiderstandes darstellen, *II* den doppelten, *V* den fünffachen und *X* den zehnfachen Widerstand beträgt. Die Strecke *Ia* kann endlich noch durch die aufschiebbare Brücke *(L)* gekürzt werden, wobei der Maßstab *(x y)* die Länge der Widerstandsstrecke angibt. Je nach der Art der Anwendung der Stöpsel und der Brücke kann man eine vielfältige Abstufung des durch den Nerven zu sendenden Stromzweiges erreichen.

Rheostate.

Werkzeuge, welche bestimmt sind, in den Schließungsbogen einer Kette direkt eingeschaltet zu werden, um den Leitungswiderstand vergrößern zu können, werden Rheostate genannt.

248. Wirkung des galvanischen Stromes auf die Magnetnadel. — Apparate zum Nachweis elektrischer Ströme.

Ablenkung der Magnetnadel durch den galvanischen Strom.

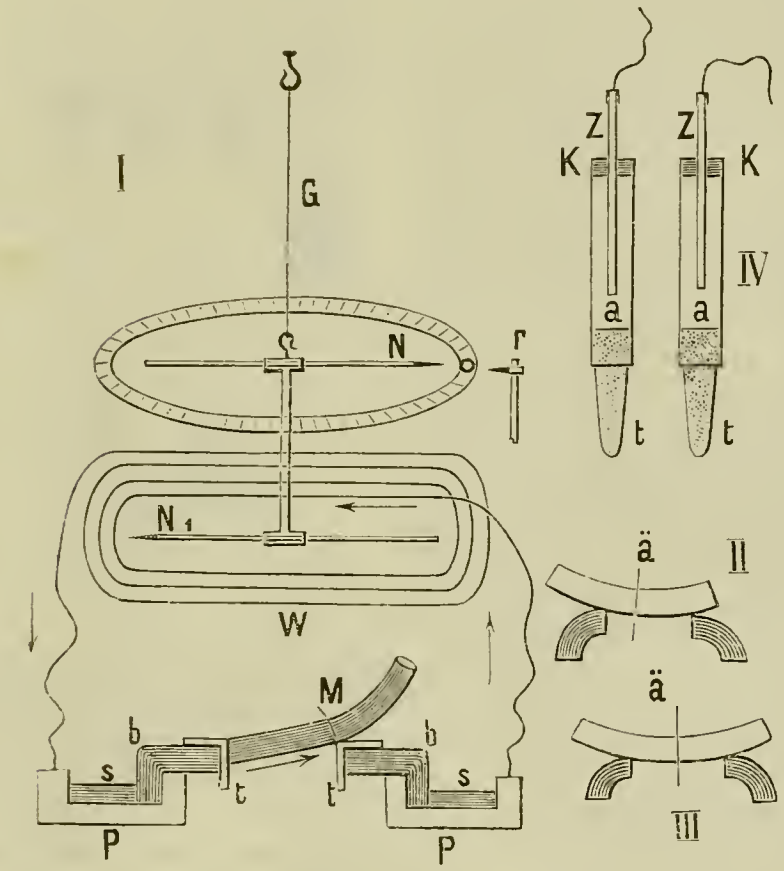
Leitet man einen galvanischen Strom der Länge nach an einer Magnetnadel vorbei, so wird dieselbe aus ihrer nach Norden hin weisenden Richtung abgelenkt (*Oerstedt*, 1822). Denkt man sich in dem positiven Strome schwimmend, den Kopf voran und die Bauchfläche der Nadel zugewendet, so wird stets der Nordpol der Magnetnadel nach links hin abgelenkt („*Ampère*sche Regel").

Ampères Regel.

Die ablenkende Kraft des galvanischen Stromes kann verstärkt werden, wenn man den stromleitenden Draht statt einmal vielmal in derselben Richtung an der Magnetnadel vorbeiführt. Ein nach diesem Prinzipe konstruiertes Werkzeug wird Multiplikator genannt. In diesem verläuft der Leitungsdraht in vielen, senkrecht zur Horizontalen stehenden Windungen um die in der Mitte hängende, horizontal schwingende Magnetnadel. Je größer die Anzahl der Windungen ist, um so größer wird der Ablenkungswinkel der Nadel (allerdings nicht genau direkt proportional, da ja die einzelnen Windungen in verschiedener Entfernung und auch in anderer Lage zur Nadel sich befinden). Der Multiplikator ist somit ein Werkzeug zum Nachweis schwacher Ströme. *Multiplikator.*

Um den Multiplikator noch in einer anderen Weise empfindlicher zu machen, kann man die magnetische Direktionskraft der Nadel, durch welche sich dieselbe nach Norden einzustellen strebt, schwächen. (Vgl. die Anwendung des *Hauy*schen Stabes beim Thermoelektro-Galvanometer, pag. 437.) In dem Multiplikator von *Schweigger* ist dies erreicht durch Anwendung des astatischen Nadelpaares nach *Nobili*. Zwei gleiche Magnetnadeln werden durch ein festes Mittelstück von Horn parallel übereinander fixiert, jedoch so, daß ihre Nordpole nach entgegengesetzter Seite hin gewendet sind. Da es unmöglich ist, den beiden Nadeln eine absolut gleiche magnetische Stärke mitzuteilen, so ist stets eine der Nadeln um etwas stärker als die andere. Diese überwiegende Stärke darf jedoch nicht so groß sein, daß die stärkere Nadel sich nach Norden einstellt, sondern sie darf nur so weit reichen, daß sich das frei hängende Nadelpaar unter einem gewissen Winkel gegen den magnetischen Meridian einstellt, in welche Stellung dasselbe auch stets wiederum, wenn es aus dieser Lage abgelenkt wird, zurückkehrt unter Ausführung einer Anzahl immer kleiner werdender Schwingungen. Diese Winkelstellung des astatischen Nadelpaares gegen den magnetischen Meridian nennt man „freiwillige Ablenkung“. Je größer der erreichte Grad der Astasie ist, um so mehr nähert sich der Winkel, den die Richtung der freiwilligen Ablenkung mit dem magnetischen Meridian bildet, einem Rechten. Je größer ferner die Astasie ist, um so weniger Schwingungen wird das Nadelpaar in einer gewissen Zeit machen, wenn es sich (nach geschehener Ablenkung) wieder einzustellen sucht; die Dauer jeder einzelnen dieser periodischen Schwingungen ist also sehr groß. *Aufhebung der Wirkung des Erdmagnetismus.* *Der Multiplikator mit dem astatischen Nadelpaar.*

Fig. 171.



I Schema des Multiplikators, zur Untersuchung eines Muskelstromes hergerichtet: — NN_1 astatisches Nadelpaar durch den Kokonfaden *G* aufgehängt, *PP* die Zuleitungsgefäße mit dem Muskel *M*. — *II* und *III* andere Anordnungen des Muskels. — *IV* unpolarisierbare Elektroden.

Die Ablenkung der Nadel des Multiplikators nimmt natürlich mit der Stromstärke zu; doch ist die Beziehung zwischen Stromstärke und Ablenkungswinkel so kompliziert, daß der Multiplikator zur Messung der Stärke der Ströme im allgemeinen nicht geeignet ist. Instrumente, welche zur Messung von Stromstärken dienen können, heißen Galvanometer; sie haben den Gebrauch des Multiplikators fast ganz verdrängt. Bei den Galvanometern ist der schwingende Magnet mit einem Spiegel verbunden; die Bewegungen des Magneten selbst sind stets nur klein, sie werden durch die Spiegelablesung sehr stark vergrößert. Die Ablesung ist entweder eine objektive: das Licht einer Lichtquelle wird mit einer Linse auf den Galvanometerspiegel geworfen und von diesem auf eine Skala reflektiert, oder eine subjektive: eine Skala spiegelt sich in dem Spiegel des Galvanometers, der Beobachter sieht mit einem Fernrohre die Teilstriche der Skala in dem Spiegel (vgl. pag. 437). *Galvanometer.*

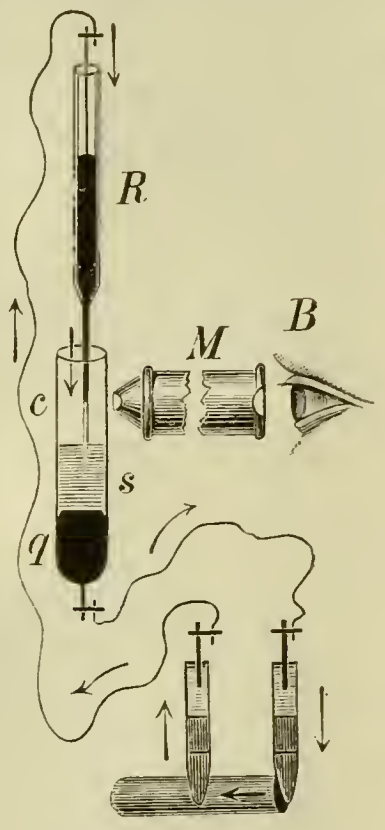
Bei den bisher angeführten Instrumenten ist der Magnet beweglich und die Drahtspule, durch welche der elektrische Strom geleitet wird, feststehend: Drehmagnetgalvanometer. Diese Anordnung bedingt den Übelstand, daß die Angaben der Instrumente durch Änderungen des Erdmagnetismus, besonders aber durch die magnetischen Wirkungen fremder elektrischer Ströme (z. B. der Lichtleitungen, der Straßenbahnen) gestört werden. *Drehmagnetgalvanometer.*

Solche Störungen werden vermieden, wenn man umgekehrt die Spule, durch welche der elektrische Strom fließt, beweglich aufhängt in dem magnetischen Felde eines feststehenden starken Magneten: Drehspulengalvanometer nach *Deprez-d'Arsonval*. Die Bewegungen der Drahtspule werden hier ebenfalls durch eine Spiegelablesung stark vergrößert.

Drehspulengalvanometer.

Die Drehmagnet- und Drehspulengalvanometer sind bei hoher Empfindlichkeit doch verhältnismäßig träg reagierende Instrumente. Ein sehr schneller, kurzer Stromstoß veranlaßt eine viel länger dauernde Bewegung des beweglichen Teils des Galvanometers. Erfolgen gar mehrere derartige Stromstöße von entgegengesetzter Richtung abwechselnd hintereinander, so können sich ihre Wirkungen auf das Galvanometer mehr oder weniger aufheben: es folgt entweder gar kein Ausschlag (bei gleicher Stärke der entgegengesetzt gerichteten Stromstöße) oder der Ausschlag entspricht der arithmetischen Summe der einzelnen Stöße (bei ungleicher Stärke derselben). Der Ausschlag des Galvanometers gibt daher in diesen Fällen kein getreues Bild von dem wirklichen Ablauf der elektrischen Stromesschwankungen. (Mit Hilfe des Differential-Rheotoms ist es allerdings möglich, derartige Stromesschwankungen auch am Galvanometer zu beobachten (vgl. pag. 589.) Zur Beobachtung derartiger Stromesschwankungen bedarf man daher möglichst schnell reagierender Instrumente; dies sind: das Saitengalvanometer und das Capillarelektrometer.

Fig. 172.



Schema des Capillar-Elektrometers.

Einthovens Saitengalvanometer.

Bei dem Saitengalvanometer von *Einthoven*[5] fließt der elektrische Strom durch einen außerordentlich dünnen versilberten Quarzfaden, der geradlinig zwischen den Polen eines starken Magneten (Elektromagneten) ausgespannt ist: je nach der Richtung des Stromes wird der Faden nach der einen oder anderen Seite abgelenkt. Die Bewegungen des Fadens werden durch mikroskopische Ablesung stark vergrößert; sie können auch photographisch registriert werden. Die Ausschläge des Instrumentes erfolgen so schnell, daß z. B. für die Beobachtung der Aktionsströme des Herzmuskels (vgl. pag. 108) eine Korrektur nicht erforderlich ist; bei sehr schnell (einige Tausendstel Sekunden) verlaufenden Vorgängen ist eine solche allerdings nötig.

Lippmanns Capillar-Elektrometer.

Bei dem Capillarelektrometer von *Lippmann* wird ein in einer Glascapillare eingeschlossener Quecksilberfaden, der an eine leitende Flüssigkeit (verdünnte Schwefelsäure) angrenzt, durch den galvanischen Strom verschoben, indem sich infolge der an der Grenzfläche stattfindenden Polarisation (vgl. § 249) die Capillaritätskonstante des Hg ändert. Die Verschiebung, welche der Beobachter *(B)* mit dem Mikroskope *(M)* beobachtet, erfolgt in der Richtung des positiven Stroms. Man kann das Bild der Capillare auch auf einen Schirm projizieren und die Schwankungen des Hg photographieren. Die so gewonnenen Kurven entsprechen allerdings nicht ohne weiteres den zeitlichen Veränderungen der elektromotorischen Kräfte, sondern erfordern eine Korrektur. In Fig. 172, welche ein Schema des Apparates darstellt, ist *R* eine unten capillar ausgezogene Glasröhre, welche von oben her mit Hg gefüllt ist, von *c* abwärts mit verdünnter Schwefelsäure. Die Capillare reicht abwärts in ein weiteres Glasrohr, welches unten einen eingeschmolzenen Platindraht hat und mit Hg *(q)* und darüber mit verdünnter Schwefelsäure *(s)* gefüllt ist. Die Leitungsdrähte sind mit unpolarisierbaren Elektroden verbunden, welche an Querschnitt und Oberfläche eines Muskels liegen. Beim Schluß der Leitung verschiebt sich der Hg-Faden von *c* in der Richtung des Pfeiles abwärts.

249. Elektrolyse. Polarisation. Konstante Elemente.

Unpolarisierbare Elektroden.

Die Leitung des elektrischen Stromes durch Metalle (Leiter der ersten Klasse, vgl. § 247) erfolgt ohne stoffliche Veränderungen derselben; die Art des Vorgangs dabei ist noch nicht endgültig erkannt. Bei der Leitung des elektrischen Stromes durch leitende Flüssigkeiten (Leiter der zweiten Klasse, vgl. § 247) dagegen häufen sich an den Elektroden Zersetzungsprodukte an: Elektrolyse. Es gibt leitende und nichtleitende Flüssigkeiten; reines Wasser, Benzol, Äther leiten den elektrischen Strom nicht, dagegen erweisen sich als leitend die wässerigen Lösungen der Säuren, Basen und Salze. Diese Stoffe (Elektrolyte genannt) werden bei ihrer Lösung in Wasser in ihre elektrisch ge-

Elektrolyse.

ladenen Ionen dissoziiert (vgl. § 13); durch diese Ionen erfolgt die Leitung des elektrischen Stromes in der Flüssigkeit, und zwar ist die Leitfähigkeit einer Flüssigkeit um so größer, je mehr Ionen in ihr vorhanden sind. Die Anionen oder elektronegativen Ionen wandern dabei nach der Anode, die Kationen oder elektropositiven Ionen nach der Kathode. An den Elektroden geben die Ionen ihre elektrische Ladung ab, die sich mit der entgegengesetzten Elektrizität an der Elektrode ausgleicht, und werden so zum nicht ionisierten Körper, der sich an der Elektrode ausscheidet; so werden z. B. bei der Leitung des Stromes durch verdünnte H_2SO_4 die elektropositiven H-Ionen zu gasförmigem Wasserstoff an der Kathode; oder die Ionen reagieren an der Elektrode mit dieser oder dem Lösungsmittel, so zersetzen die elektronegativen SO_4-Ionen an der Anode Wasser, verbinden sich mit dem Wasserstoff desselben zu Schwefelsäure und gasförmiger Sauerstoff scheidet sich an der Anode ab. *Dissoziation.*

Die an den Elektroden sich ablagernden Zersetzungsprodukte können einmal rein mechanisch die Leitung des elektrischen Stromes beeinflussen: Übergangswiderstand, — oder sie können die Stromstärke dadurch verändern, daß zwischen den an den beiden Elektroden ausgeschiedenen Stoffen ein neuer galvanischer Strom entsteht, der dem ursprünglichen entgegengesetzt ist und ihn daher abschwächt oder gänzlich aufhebt: Polarisation. *Polarisation.* Die einfachen galvanischen Elemente, z. B. Zink und Kupfer in verdünnter Schwefelsäure liefern daher nur anfänglich einen starken elektrischen Strom; durch die auf dem Zink und Kupfer sich ablagernden Zersetzungsprodukte entsteht ein entgegengesetzt gerichteter Polarisationsstrom, der den ursprünglichen mehr und mehr abschwächt: inkonstante Elemente. Um konstante Elemente zu erhalten, müssen die an den Elektroden entstehenden Zersetzungsprodukte sofort im Momente ihres Entstehens beseitigt werden. Zu diesem Zwecke werden die beiden zur Kette benutzten Körper der Spannungsreihe jeder für sich in eine besondere Flüssigkeit getaucht: beide Flüssigkeiten sind durch eine poröse Scheidewand (Toncylinder) getrennt. Bei der *Grove*schen Zink-Platinkette taucht das Zink in verdünnte Schwefelsäure, das Platin in Salpetersäure; bei der *Bunsen*schen Zink-Kohle-Kette ist an Stelle des Platins Kohle verwandt. Der an dem Platin, resp. an der Kohle sich abscheidende Wasserstoff wird durch die Salpetersäure sofort zu Wasser oxydiert; die am Zink auftretenden SO_4-Ionen verbinden sich mit dem Zink zu Zinksulfat. — Bei der *Daniell*schen Kette steht Zink in verdünnter Schwefelsäure, Kupfer in einer Lösung von Kupfersulfat. Das Zink geht wiederum als Zinksulfat in Lösung, am Kupfer scheiden sich die Cu-Ionen als metallisches Kupfer ab. *Konstante Elemente.*

Wenn man den Strom eines konstanten Elementes einem feuchten tierischen Gewebe (Nerv oder Muskel) zuführen will, so kann dies nicht in der Weise geschehen, daß man die metallischen Elektroden des Elementes direkt den tierischen Teilen anlegt: es würde an denselben sofort Elektrolyse und infolge davon Polarisation stattfinden. Ebensowenig kann man bei der Untersuchung der elektromotorischen Wirkung tierischer Teile (§ 251) etwa die metallischen Enden des Multiplikatorkreises direkt den tierischen Teilen anlegen: einmal würde auch hier wieder Polarisation stattfinden; andrerseits würden die metallischen Drahtenden bei der geringsten Ungleichartigkeit untereinander in Berührung mit den feuchten Geweben selbst Ströme erzeugen, die die Beobachtung stören würden. Man bedarf daher für diese Zwecke gleichartiger und unpolarisierbarer Elektroden. *Gleichartige und unpolarisierbare Elektroden.*

Durch die Untersuchungen von *Regnauld, Matteucci* und *Du Bois-Reymond* ist festgestellt, daß man solche konstruieren kann, wenn man die vom Elemente herkommenden Leitungsdrähte zuerst mit einem amalgamierten Zink (Fig. 171, *IV*, *z*, *z*) verbindet, letzteres in eine mit konzentrierter Zinksulfatlösung gefüllte Röhre *(a, a)* eindichtet *(k, k)*, die mit einer Spitze von mit 0,6% Kochsalzlösung angeknetetem Ton *(t, t)* versehen ist. Werden diese Tonspitzen an die Gewebe gelegt, so erfolgt (jedoch nur innerhalb einer geringen Stromstärke!) keine Polarisierung. Eine andere Anordnung, die besonders zur Untersuchung der elektrischen Ströme der Muskeln und Nerven dient, zeigt Fig. 171, *I*. In Kästchen von amalgamiertem Zink *(P, P)*, die mit konzentrierter säurefreier Zinksulfatlösung *(s, s)* gefüllt sind, tauchen Fließpapierbäusche *(b, b)*, welche von der Zinksulfatlösung durchtränkt werden. Auf diese kommt eine dünne Schicht mit 0,6% Kochsalzlösung angekneteten plastischen Tons *(t, t)*, welche die Gewebe vor der ätzenden Wirkung des Zinksulfats schützt; auf die Tonschicht werden die zu untersuchenden Teile aufgelegt.

Nerven- und Muskelfasern, ferner saftreiche Pflanzenteile, Faserstoffasern und ähnliche Körper, welchen eine poröse, mit Saft erfüllte Struktur zukommt, zeigen bei Anwendung starker Ströme in ihrem Innern ebenfalls die Erscheinungen der Polarisation: „innere Polarisation feuchter Leiter“. Man nimmt an, daß die besser leitenden festeren Teilchen im Innern dieser Körper ähnlich auf die anliegenden Flüssigkeitsteilchen elektrolytisch einwirken, wie metallene Elektroden im Kontakt mit einer Flüssigkeit. Die aus der Zerlegung der inneren Flüssigkeitsteilchen entstehenden Ionen würden dann durch die zwischen ihnen bestehende Spannung die innere Polarisation zuwege bringen. — Der *Innere Polarisation feuchter Leiter.*

Leitungswiderstand (pag. 575) von Muskel und Nerv beruht nach *Hermann* zum Teil auf Polarisation. Er hält die bedeutende (nur mit der der Metalle vergleichbare) Polarisation der tierischen Gebilde für eine spezifische Lebenseigenschaft des Protoplasmas.

Kataphorische Wirkung des galvanischen Stromes.

Leitet man die beiden Elektroden einer Kette in die beiden Abteilungen einer Flüssigkeit, welche durch eine poröse Scheidewand in zwei Hälften geschieden ist, so beobachtet man, daß Flüssigkeitsteilchen in der Richtung des galvanischen Stromes vom +Pol zum —Pol hingeleitet werden, so daß nach einiger Zeit die Menge der Flüssigkeit in der einen Gefäßhälfte ab-, in der anderen zugenommen hat. Diese Erscheinung der direkten Überleitung hat man die „kataphorische Wirkung“ genannt; auf ihr beruht die galvanische Durchleitung gelöster Stoffe durch die äußere Haut (vgl. § 190).

250. Induktion. Schlitten-Induktionsapparat.

Induktion.

Ein in einem geschlossenen Kreise fließender elektrischer Strom (primärer Strom) erzeugt unter bestimmten Bedingungen in einem ihm benachbarten (sonst in keiner Verbindung mit ihm stehenden) parallelen geschlossenen Kreise einen sekundären oder induzierten elektrischen Strom. Ein derartiger induzierter Strom entsteht — 1. im Momente des Schließens und Öffnens des primären Stromes, und zwar ist beim Schließen des primären Stromes der induzierte Strom dem primären entgegengesetzt gerichtet, bei der Öffnung des primären Stromes gleich gerichtet. — 2. Bei Verstärkung oder Abschwächung des primären Stromes. — 3. Bei Annäherung oder Entfernung des primären Stromkreises. Hinsichtlich der Richtung des induzierten Stromes entspricht die Verstärkung oder Annäherung des primären Stromes dem Schließen, die Abschwächung oder Entfernung des primären Stromes dem Öffnen. Solange der primäre Strom unverändert, in gleicher Stärke und in gleicher Entfernung im primären Kreise fließt, ist im sekundären Kreise kein Strom; die induzierten Ströme sind also schnell verlaufende Stromstöße, die nur bei Änderungen in der Stärke oder der Entfernung des primären Stromes auftreten. — Da man einen Magneten sich vorstellen kann als dauernd von elektrischen Strömen umkreist, so hat auch Annäherung oder Entfernung eines Magneten an einen geschlossenen Kreis, resp. das Entstehen oder Vergehen des Magnetismus die Entstehung induzierter Ströme zur Folge (Magneto-Induktion).

Magneto-Induktion.

Um die Induktionswirkung möglichst zu verstärken, gibt man dem primären und sekundären Stromkreise die Form von Spiralen, deren Windungen einander parallel gerichtet sind; der primäre Kreis besteht dabei aus verhältnismäßig wenigen Windungen eines dicken, der sekundäre Kreis aus möglichst zahlreichen Windungen eines dünnen Drahtes.

Schlitten-Induktionsapparat.

Zu physiologischen Versuchen dient der von *Du Bois-Reymond* angegebene Schlitten-Induktionsapparat (Fig. 173). Der von dem konstanten Elemente *(D)* gelieferte Strom fließt durch die primäre Spirale *(xx)* und erzeugt jedesmal bei seiner Schließung und Öffnung einen induzierten Strom in der sekundären Spirale *(KK)*. Diese ist auf einem Schlitten *(pp)* verschieblich; je nachdem sie entweder ganz über die primäre Spirale geschoben oder mehr oder weniger von ihr entfernt ist, ist die Stärke der induzierten Ströme größer oder geringer; doch wächst die Stromstärke keineswegs in demselben Maße, wie der Rollenabstand abnimmt. Die Wirkung der primären Spirale wird noch verstärkt durch ein in ihrer Höhlung befindliches Bündel von Eisenstäben *(ii)*, welche durch den primären Strom magnetisiert werden. — Schließt und öffnet man den primären Strom (etwa durch einen in den Kreis eingeschalteten mit der Hand bedienten Schlüssel), so erhält man in der sekundären Spirale einzelne Schließungs- und Öffnungsinduktionsströme. Will man zahlreiche Schließungs- und Öffnungsinduktionsströme schnell hintereinander erhalten, so kann man die abwechselnde Schließung und Öffnung des primären Stromes durch den in Fig 173 im primären Kreise dargestellten *Wagner*schen Hammer bewerkstelligen lassen. Der primäre Strom fließt vom Element *(D)* durch einen Draht *(a)* zu der Metallsäule *(S)* und zu der Metallfeder *(F)*, die an ihrem Ende einen aus Eisen bestehenden Anker *e* trägt, weiter durch den Kontakt mit der Schraube *(b)* zu dem Drahte *(c)*, nunmehr durch die primäre Spirale *(xx)*, sodann um den Elektromagneten *(H)* und durch den Draht *(f)* zum Element zurück. Durch den Strom wird der Elektromagnet *(H)* magnetisch und zieht den Anker *(e)* hernieder, dadurch wird der Kontakt der Feder *(F)* mit der Schraube *(b)* unterbrochen und der Strom geöffnet; der Elektromagnet verliert jetzt seinen Magnetismus, die Feder schwingt zurück und schließt den Strom aufs neue, worauf sich derselbe Vorgang wiederholt.

Wagnerscher Hammer.

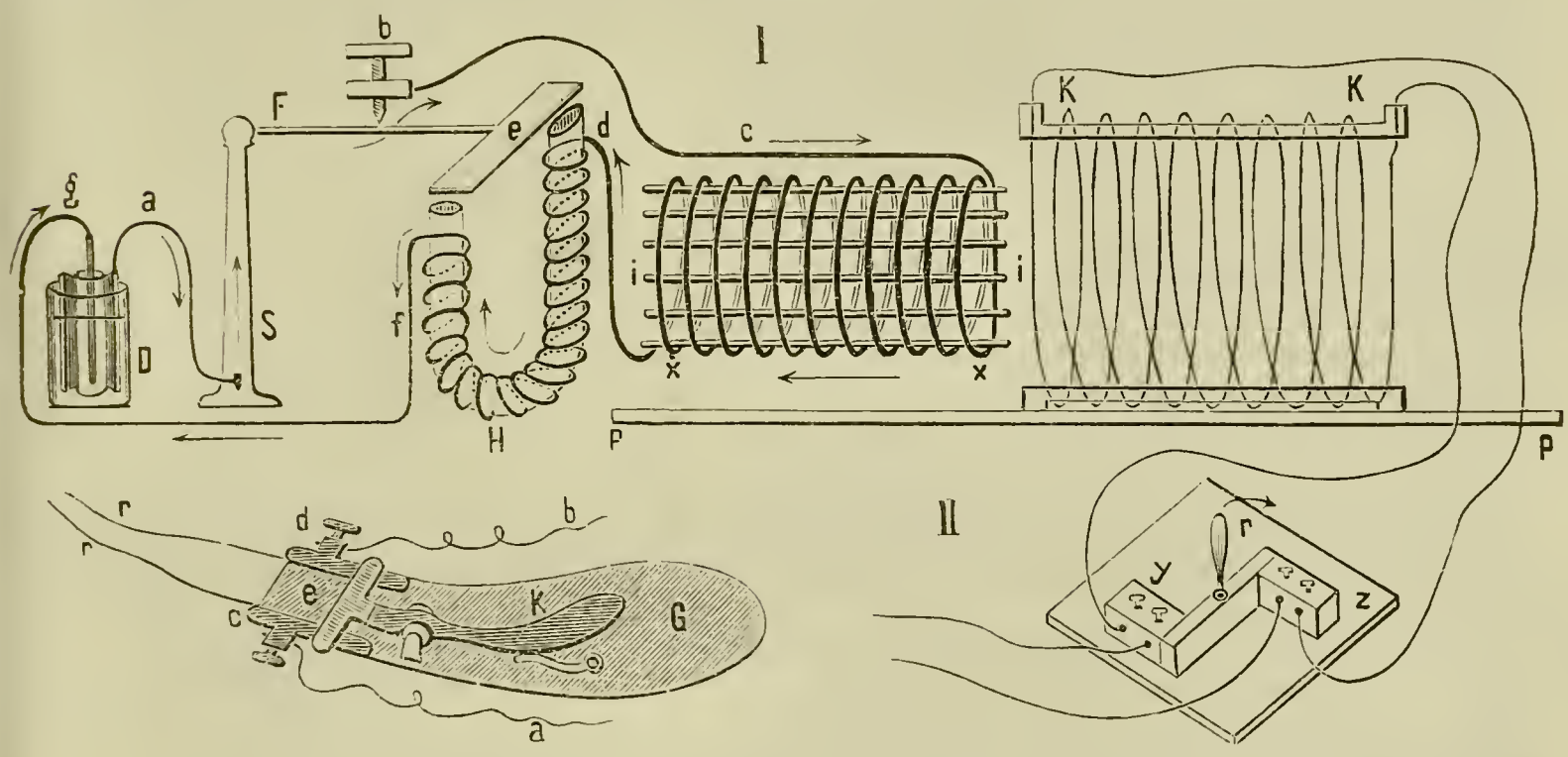
Verschiedenheit der Schließungs- und Öffnungsinduktionsströme.

Die Schließungs- und Öffnungs-Induktionsströme haben sehr verschiedene physiologische Wirksamkeit, obwohl die Menge der im Schließungs- und Öffnungsstrom sich ausgleichenden Elektrizität gleich groß ist. Wird der primäre Strom geschlossen, so erzeugt er nicht nur in der sekundären Spirale einen ihm entgegengesetzten Induktionsstrom, sondern jede Windung der primären Spirale wirkt auch induzierend auf die ihr benachbarte

Windung der primären Spirale; es entsteht also in dem primären Kreise selbst ein dem primären Strome entgegengesetzt gerichteter sog. Extrastrom. Dieser verzögert die Entwicklung des primären Stromes, so daß dieser nicht plötzlich, sondern in einem mehr gedehnten Verlaufe bis zu seiner endlichen Höhe ansteigt. Dieser allmählichen Entwicklung des primären Stromes entspricht ein mehr gedehnter Verlauf des Schließungsinduktionsstromes. Beim Öffnen des primären Stromes dagegen kann ein verzögernder Extrastrom nicht zur Ausbildung kommen, da der Kreis ja nicht mehr geschlossen ist, der Strom in der primären Spirale fällt daher momentan auf Null herunter; dem entspricht in der sekundären Spirale ein viel schneller verlaufender Öffnungsinduktionsstoß. Da nun die Reizwirkung eines elektrischen Stromes im allgemeinen von der Schnelligkeit der Stromesschwankung abhängt (vgl. § 244. 5), so ist es begreiflich, daß die Öffnungsinduktionsströme wegen ihres schnelleren Verlaufes bereits bei viel geringerer Intensität (bei viel weiterer Entfernung der sekundären Spirale) erregend wirken, als die langsamer verlaufenden Schließungsinduktionsströme. *Extrastrom.*

Es kann unter Umständen erwünscht sein, diese Ungleichheit des Schließungs- und Öffnungsschlages zu beseitigen. Man erreicht dies einmal dadurch, daß man den Extrastrom sehr erheblich abschwächt, indem man der primären Spirale nur einige *Helmholtzsche Vorrichtung.*

Fig. 173.



I Schema des Schlitten-Induktionsapparates von *Du Bois-Reymond.* — *II* Kurzschlußschlüssel. — *III* Elektroden mit Unterbrechungsvorrichtung.

wenige Windungen erteilt. In einer anderen Weise hat *v. Helmholtz* dasselbe dadurch erreicht, daß er eine Nebenschließung in den primären Stromkreis anbrachte. Hierdurch verschwindet der Strom nie vollständig in der primären Spirale, sondern er wird nur durch abwechselndes Schließen und Öffnen dieser Nebenschließung von viel geringerem Widerstand abwechselnd geschwächt oder gestärkt. Der Verlauf der Ströme in der primären Spirale wird dann jedesmal in annähernd gleicher Weise durch den Extrastrom verzögert und dadurch auch die induzierten Ströme gleich gemacht.

Wenn mit großer Schnelligkeit in der primären Rolle ein Strom entsteht oder verschwindet, so tritt in der sekundären Spirale nicht allein dann der Induktionsstrom auf, wenn der sekundäre Kreis geschlossen ist, sondern auch bei offenem Kreise. Es kommen daher dann bei der Berührung nur mit einem Ende der sekundären Spirale schon Zuckungen im Froschpräparate zustande, die man „unipolare Induktionszuckungen“ nennt. Sie treten meist nur bei Öffnung der primären Kette auf. Begünstigt wird das Auftreten dieser Zuckungen, wenn entweder das Froschpräparat oder das andere Ende der sekundären Spirale mit der Erde in leitende Verbindung gesetzt ist. *Unipolare Induktionswirkungen.*

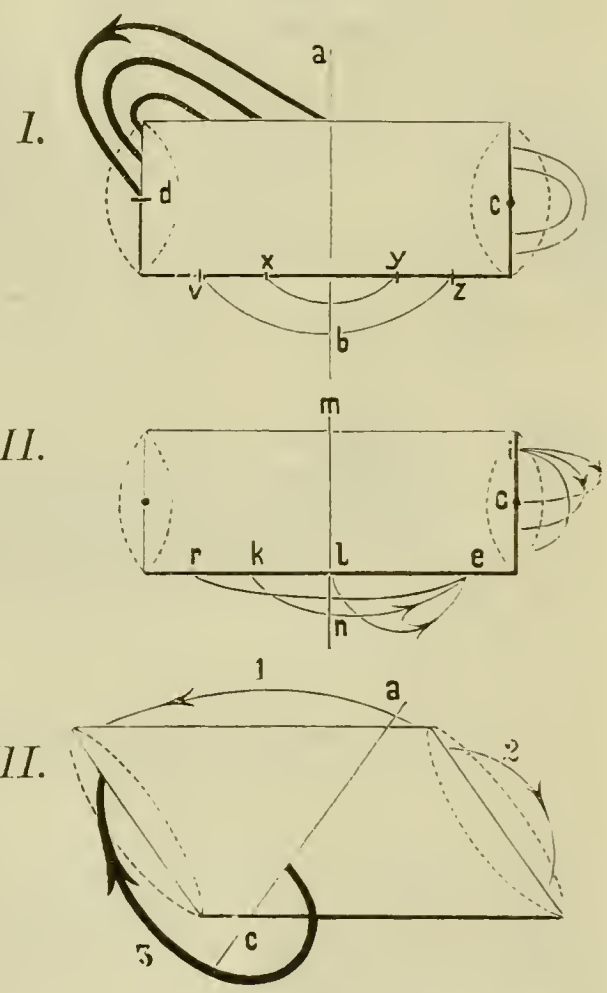
Will man die Zuleitung induzierter Ströme zu tierischen Teilen nach Belieben unterbrechen und wieder herstellen, so kann man nicht in der Weise verfahren, daß man (wie bei einem konstanten Strom) die Leitung einfach an irgend einer Stelle unterbricht und wieder schließt: es würde auch nach Unterbrechung der Leitung die Möglichkeit unipolarer

Kurzschluß-schlüssel. Induktionswirkungen vorhanden sein. Man benutzt zu diesem Zweck einen sog. Kurzschlußschlüssel (Fig. 173, *II*). Von den Enden der sekundären Spirale führen Drähte zu den beiden Metallklötzen *y* und *z*; von diesen aus verlaufen dann weiterhin die Leitungen zu den tierischen Teilen. Zwischen den beiden Metallklötzen *y* und *z* ist die metallene Brücke *r* so beweglich angebracht, daß sie entweder (wie in der Fig.) die beiden Klötze leitend miteinander verbindet oder (bei einer Verschiebung in der Richtung des Pfeils) diese Verbindung unterbricht. In ersterem Falle gehen die Induktionsströme durch die metallene Brücke, die ihnen einen ungleich geringeren Widerstand bietet als die tierischen Teile; erst nach Hebung der Brücke gehen die Induktionsströme durch das Präparat. — Nach demselben Prinzip funktioniert die Elektrode Fig. 173, *III*: Die Metallplatte *e* stellt hier die gut leitende Verbindung zwischen *c* und *d* dar; wird sie durch einen Druck mit dem Finger auf *K* abgehoben, so gehen nunmehr die Induktionsströme von *a* und *b* über *c* und *d* durch *r* zu den tierischen Teilen.

251. Elektrische Ströme im ruhenden Muskel und Nerven. — Hautströme.

Methode. **Methode:** — Zur Untersuchung der elektrischen Muskelströme bedarf es eines Muskels, welcher einen aus parallelen Fasern gefügten, einfachen Bau besitzt, der also ein Prisma oder einen Cylinder (Fig. 174, *I* und *II*) darstellt. Der M. sartorius vom Frosche kann als solcher gelten. Man unterscheidet an einem solchen Muskel seine Oberfläche oder den natürlichen Längsschnitt, — ferner seine sehnigen Enden oder die natürlichen Querschnitte, weiterhin (wenn die Enden senkrecht zur Längsachse abgeschnitten sind) die künstlichen Querschnitte *(I, cd)*; endlich bezeichnet man als Äquator *(ab—mn)* eine Linie, welche genau die Länge der Muskelfasern halbiert.

Fig. 174.



Zur Ableitung der Ströme verwendet man gleichartige, unpolarisierbare Elektroden (vgl. pag. 579), zum Nachweis den Multiplikator (Fig. 171, *I*) oder das Spiegelgalvanometer (pag. 577) — oder das Capillar-Elektrometer (pag. 578).

Messung der Stärke. Die elektromotorische Kraft — der Ströme tierischer Organe wird am besten so gemessen, daß man in denselben Bussolen-Stromkreis einen anderen Strom von abstufbarer und bekannter Stärke in entgegengesetzter Richtung eintreten läßt, so daß er den vorhandenen Gewebsstrom auf Null bringt: Kompensationsmethode nach *Poggendorf* (*Du Bois-Reymond*[6]).

Stromlosigkeit. 1. Ganz frische, unverletzte Muskeln sind völlig stromlos (*L. Hermann*[7]), — ebenso total abgestorbene.

Starke Ströme. 2. Starke elektrische Ströme werden beobachtet, wenn (wie in Fig. 171, *I. M*) der Querschnitt und die Oberfläche (Längsschnitt) des Muskels abgeleitet werden (*Nobili*, 1827; *Matteucci*, *Du Bois-Reymond*[1]). Die Richtung des Stromes ist im Leitungsdrahte von dem (positiven) Längsschnitt zum (negativen) Querschnitte (also im Muskel selbst vom Querschnitt zum Längsschnitt) (Fig. 171, *I* und Fig. 174, *I*). Der Strom ist um so stärker, je mehr die eine Ableitungsstelle dem Äquator und die andere der Mitte des Querschnittes genähert ist; die Stärke nimmt um so mehr ab, je mehr die Ableitung von der Oberfläche sich dem Ende, und je mehr die Ableitung vom Querschnitte sich dem Rande des Querschnittes nähert.

Schwache Ströme.

3. Schwache elektrische Ströme erhält man — a) wenn man ungleich weit vom Äquator zwei Stellen der Oberfläche ableitet: der Strom verläuft dann von der dem Äquator näher liegenden (+) Stelle zu dem ihm entfernter liegenden (—) Punkte (in dem Muskel natürlich umgekehrt, Fig. 174, *II. k e* und *l e*). — b) Gleichfalls schwache Ströme entstehen bei ungleichmäßiger Ableitung zweier Quersehnittsstellen, und zwar geht hier der Strom von der dem Rande des Quersehnittes näher liegenden Ableitungsstelle zu der der Mitte des Quersehnittes anliegenden Ableitung (im Muskel selbst natürlich entgegengesetzt) (Fig. 174, *II. i c*).

Unwirksame Anordnung.

4. Werden zwei gleich weit vom Äquator entfernt liegende Punkte der Oberfläche *(I. x. y; v. z. — II. r. e)*, oder zwei gleich weit von der Mitte der Querschnitte *(I. c)* abstehende Punkte abgeleitet, so zeigt sich kein Strom.

Neigungsströme.

5. Werden die Quersehnitte eines Muskels schräg angelegt *(III)*, so daß die Gestalt des Stückes rhombisch ist, so ist das unter 4. mitgeteilte Verhalten gestört. Es verhält sich hier ein dem stumpfen Winkel naheliegender Punkt des Querschnittes oder der Oberfläche positiv zu einem der spitzen Ecke gleich nahe liegenden Punkte. Der Äquator verläuft schräg *(a c)*. Diese abweichenden Ströme heißen „Neigungsströme“ (*Du Bois-Reymond*[8]), die Linien *1*, *2* und *3 III.* geben den Verlauf derselben an.

Stärke der Ströme und Einflüsse auf dieselben.

Die elektromotorische Kraft — eines starken Muskelstromes (beim Frosch) ist gleich 0,04—0,08 Volt, bei den stärksten Neigungsströmen sogar bis 0,1 Volt. Doch ist der nach außen abgeleitete und gemessene Strom immer nur als ein Stromarm des Muskelstroms anzusehen, da dieser im Innern des Muskels vielfach Gelegenheit zur Abgleichung finden muß (*Du Bois-Reymond*[6]). Muskeln (und Nerven) curaresierter Tiere haben anfangs stärkere Ströme; die Ermüdung der Muskeln schwächt die Stromkraft (*Roeber*[9]), welche beim Absterben völlig erlischt. — Erwärmung eines Muskels steigert den Strom, über 40° C hinaus schwächt dieselbe ihn jedoch wieder (*Steiner*[10]). Abkühlung setzt die elektromotorische Kraft herunter. — Ein nach einiger Zeit schwächer gewordener Strom kann durch Anlegen eines neuen Querschnittes wieder verstärkt werden (*Engelmann*[11] u. a.).

Nervenstrom.

6. Der ruhende Nerv verhält sich rücksichtlich *1*, *2* und *3* ganz analog dem Muskel.

Die elektromotorische Kraft der starken Nervenströme (abgeleitet von Querschnitt und Oberfläche) des markhaltigen Nerven beträgt 0,02 Volt (*Du Bois-Reymond*[6]), die elektromotorische Kraft der marklosen Nerven übersteigt die der markhaltigen beträchtlich (*Kühne* u. *Steiner*[12]). Erwärmung des Nerven auf 15—25° C verstärkt den Nervenstrom, höhere Temperaturen schwächen ihn (*Steiner*[10]). — Bei der Anordnung eines starken Nervenstroms nimmt die Negativität am Querschnitt mit dem Absterben des Nerven hier schnell ab. Das Absterben geht nur bis zu den nächsten Schnürringen (pag. 554) (nach *Biedermann*[13] eine Strecke weit ohne bestimmt vorgezeichnete anatomische Grenze), ist es völlig vollzogen, so ist der Nerv in dieser Anordnung nun stromlos. Ein neu angelegter Querschnitt ruft aufs neue einen starken Nervenstrom hervor.

Der axiale Nervenstrom.

7. Werden von einem ausgeschnittenen Nerven die beiden Querschnitte abgeleitet, oder zwei Stellen der Oberfläche gleichweit vom Äquator, so zeigt sich ein schwacher Strom, welcher der physiologischen Wirkungsrichtung der Nervenfasern entgegengesetzt gerichtet ist („Achsenstrom“), also beim centrifugalen Nerven in ihm centripetal läuft, — beim centripetal leitenden centrifugal (*Mendelssohn*[14], *Hellwig*[15]). Nach den Untersuchungen von *Weiss*[16] wird jedoch der Achsenstrom nicht durch Verschiedenheiten der an den beiden Quersehnitten vorhandenen elektromotorischen Kräfte hervorgerufen, sondern durch ungleiche Anhäufung von Bindegewebe an den beiden Quersehnitten und dadurch bedingte Verschiedenheit in der inneren Abgleichung (vgl. oben unter 5).

Nachweis des Muskelstromes durch das physiologische Rheoskop.

Auch ohne Hilfe eines Multiplikators läßt sich der Muskelstrom nachweisen: 1. Durch das empfindliche Froschpräparat, „physiologisches Rheoskop" genannt. An den Querschnitt und die Oberfläche eines M. gastrocnemius vom Frosche lege man je einen feuchten Leiter. Sobald über diese der N. ischiadicus eines Froschpräparates, der mit dem Unterschenkel in Verbindung steht, gebrückt wird, erfolgt sofort Zuckung; ebenso, sobald der Nerv wieder abgehoben wird.

Erregung des Nerven durch den Muskelstrom.

2. Man kann durch den Strom eines Muskels den zu diesem Muskel selbst gehörigen Nerven reizen. Man macht am unteren Ende eines Froschpräparates am M. gastrocnemius einen Querschnitt und läßt nun den Hüftnerv (dessen Ausbreitung im Muskel ja mit der Oberfläche aller Fasern in Verbindung steht) auf diesen Querschnitt sinken: — es zuckt der Schenkel, da nun der Muskelstrom in den Nerven einbricht. — Diese Beobachtung war als „Zuckung ohne Metalle" schon *Galvani* bekannt.

Nachweis durch Selbsterregung des Muskels.

3. Man kann endlich durch den Strom eines Muskels den Muskel selbst direkt reizen. Legt man nämlich an Querschnitt und Oberfläche eines (curarisierten) Froschmuskels unpolarisierbare Elektroden und schließt die Drähte durch Quecksilber, so zuckt der Muskel. Analog kann man so auch den Nerven durch den eigenen Nervenstrom reizen (*Kühne*[17], *Hering*[18]). — Taucht man ferner das untere Ende eines mit Querschnitt versehenen Muskels in eine 0,6% Kochsalzlösung (die selbst völlig indifferent ist), so erfolgt durch diese Flüssigkeit eine Nebenschließung zwischen Querschnitt und anliegender Oberfläche des Muskels; infolge hiervon zuckt der Muskel. Auch andere als Nebenschließung benutzte, indifferente Leiter wirken ebenso (vgl. pag. 484) (*Hering*[18]).

Nachweis durch Elektrolyse.

4. Leitet man den Muskelstrom in Jodkaliumkleister, so bewirkt er durch Elektrolyse eine Ausscheidung des Jod am + Pole, wodurch Bläuung des Kleisters eintritt.

Haut- und Schleimhautstrom.

Von anderen Geweben, welche elektrische Ströme zeigen, ist zu nennen die Haut (Frosch), der Strom verläuft in der Haut von außen nach innen (*Du Bois-Reymond*[19], *Engelmann*[20]), ebenso verhält sich die Schleimhaut des Nahrungskanales (*J. Rosenthal*[21]), — aber auch die drüsenlose Haut der Fische (*Hermann*[22], *Biedermann*[23]) und Schnecken (*Bach* u. *Oehler*[24]).

Im bebrüteten Vogelei ist der Embryo +, der Dotter — (*Hermann* u. *v. Gendre*[25]).

Du Bois-Reymonds Molekulartheorie.

Theorien der Muskel- und Nervenströme.

I. Zur Erklärung der Muskel- und Nervenströme hat *Du Bois-Reymond*[26] die sogenannte „Molekulartheorie" aufgestellt. Nach dieser Theorie enthalten die Nerven- und Muskelfasern reihenweise hintereinander angeordnete, kleinste, elektromotorisch wirksame Moleküle, umgeben von einer leitenden, indifferenten Flüssigkeit. Die Moleküle sind peripolar-elektrisch, nämlich mit einer positiven Äquatorialzone, welche der Oberfläche zugewandt ist, und je zwei negativen Polflächen, welche gegen die Querschnitte hin schauen, ausgerüstet. Jeder neu angelegte Querschnitt legt stets neue negative Flächen frei, jeder künstliche Längsschnitt neue positive Bezirke.

Dieses Schema erklärt ohne weiteres die starken Ströme. Zur Erklärung der übrigen elektrophysiologischen Tatsachen waren eine Reihe von Hilfsannahmen erforderlich, auf die hier nicht weiter eingegangen werden kann, da der Molekulartheorie nur noch eine historische Bedeutung zukommt.

L. Hermann-Herings Alterationstheorie.

II. Die von *Hermann*[27] aufgestellte „Alterationstheorie", welche durch *Hering*[28] weiter ausgebaut ist, erklärt die Erscheinungen in befriedigender Weise: Irgend ein protoplasmatisches Gebilde (Muskel, Nerv, Zelle) entwickelt keinen nach außen ableitbaren Strom, solange sein Stoffwechsel, d. i. das innere chemische Geschehen, in allen Teilen desselben sich gleich bleibt. Jede Störung dieser Gleichheit in einem Teile des protoplasmatischen Gebildes bedingt das Entstehen ableitbarer Ströme. Solche Änderungen des chemischen Geschehens können nun hervorgerufen werden — 1. durch das Absterben des Protoplasmas; absterbende Substanz verhält sich negativ elektrisch zu lebensfrischer, unveränderter Substanz. — 2. durch den Übergang des ruhenden Protoplasmas in den Zustand der Erregung; erregte Substanz verhält sich negativ elektrisch gegen ruhende Substanz (vgl. pag. 586).

Ströme verletzter Muskeln und Nerven.

Alle Verletzungen der Muskeln und Nerven erzeugen an den Orten der Verletzung (der Demarkationsfläche) negative, absterbende Substanz. Hierdurch erklärt sich die Negativität des Querschnittes gegen die Oberfläche. Den so entstehenden Strom nennt *Hermann*[27] den „Demarkationsstrom". — Werden einzelne Stellen eines

Muskels mit Kaliumsalzen oder Muskelsaft benetzt, so werden diese negativ elektrisch; werden nun diese Stoffe wieder abgewaschen, so verliert sich die Negativität dieser Stellen wieder (*Biedermann*[29]). *Velichi*[30] erzeugte durch Ätzen der Oberfläche quergestreifter Muskeln mit Silbernitrat einen „künstlichen Längsschnitt" (vgl. pag. 582); derselbe verhielt sich gegen die unversehrte Oberfläche ebenfalls negativ.

Es scheint eine allen lebenden protoplasmatischen Substanzen eigentümliche Erscheinung zu sein, daß nach Verletzung einer Stelle derselben diese beim Absterben negativ wird, während die intakt gebliebene sich positiv elektrisch verhält.

Stromlosigkeit frischer Muskeln.

Ruhende, unverletzte und absolut frische Muskeln sind völlig stromlos, ebenso völlig unversehrte Nerven. Stromlos ist auch das Herz (*Engelmann*[31]), ferner die noch mit der Haut bedeckte Muskulatur der Fische. Da die Haut des Frosches eigene Ströme besitzt, so gelingt es nur unter besonderen Vorsichtsmaßregeln, nach Zerstörung der Hautströme durch Ätzmittel sich auch hier von der Stromlosigkeit der Froschmuskeln zu überzeugen. — Der Muskelstrom entwickelt sich stets erst nach Verlauf einer (wenn auch sehr kurzen) Zeit nach Anlegung eines Querschnittes (*Hermann*[32], *Garten*[33]).

Stromlosigkeit nach völligem Absterben.

Engelmann[31] fand, daß das Herz und die glatten Muskelfasern die Negativität ihres Querschnittes wieder verlieren, wenn die durchschnittenen Muskelzellen völlig bis an die nächstliegende Kittsubstanz der angrenzenden Zellen abgestorben sind, — im Nerven, wenn die durchschnittenen Strecken bis zu den nächsten *Ranvier*schen Schnürringen total abgestorben sind. Dann sind alle diese Organe völlig stromlos, denn die total abgestorbene Substanz verhält sich lediglich wie ein indifferenter feuchter Leiter. Ebenso zeigen auch subcutan durchschnittene Muskeln nach Überheilung ihrer Wundflächen keine negativen Sehnittflächen mehr.

Nach allen diesen Erfahrungen kann die Präexistenz der Ströme im ruhenden lebenden Gewebe, wie sie nach der *Du Bois-Reymond*schen Molekulartheorie vorhanden sein müßte, nicht angenommen werden.

252. Ströme des gereizten Muskels und Nerven, des Auges und der Sekretionsorgane.

Negative Stromesschwankung des verletzten Muskels.

1. Wird ein Muskel, der von Oberfläche und künstlichem Querschnitt zum Galvanometer abgeleitet ist, also einen „starken" elektrischen Strom zeigt, in tetanische Contraction versetzt (am besten durch Tetanisierung seines Nerven), so schwächt sich sein Strom, mitunter sogar bis zum völligen Rückgang der Magnetnadel zum Nullpunkt: „negative Stromesschwankung" (*Du Bois-Reymond*[34]). Dieselbe ist um so größer, je größer der primäre Ausschlag der Magnetnadel und je größer die Erregung (Muskelcontraction) ist.

Die negative Schwankung erscheint bei der Untersuchung mit dem Galvanometer als eine während des ganzen Tetanus andauernde Abnahme des Muskelstroms. Tatsächlich besteht dieselbe jedoch aus zahlreichen Schwankungen des Muskelstroms, indem jedem einzelnen Reize ein Absinken und Wiederansteigen des Muskelstroms entspricht. Die Nadel des Galvanometers ist zu träge, um den schnellen Schwankungen des Stromes zu folgen, sie zeigt nur den Mittelwert derselben durch ihren dauernden Rückgang an. Durch geeignete Apparate (Differential-Rheotom pag. 589, Capillar-Elektrometer, Saitengalvanometer, Telephon) sowie durch die Erscheinung des sekundären Tetanus (pag. 587) läßt sich diese Zusammensetzung der negativen Schwankung aus einzelnen Schwankungen nachweisen. Dem entsprechend kann man mit empfindlichen Apparaten auch bei einer einzelnen Zuckung auf einen einmaligen Reiz hin eine negative Schwankung feststellen.

Verhindert man den Muskel durch Anspannen, sich zu contrahieren, so zeigt sich eine etwas geringere negative Schwankung; daher ist sie auch im isometrischen Akt kleiner als im isotonischen (*Schenck*[35]).

Aktionsstrom des unversehrten Muskels.

2. Wird ein ausgeschnittener, aber unversehrter Muskel, der bei Ableitung von zwei Stellen zum Galvanometer in der Ruhe stromlos ist, vom Nerven aus in Tetanus versetzt, so zeigt derselbe nunmehr zwischen zwei Ableitungsstellen einen Aktionsstrom (*Hermann*[36]), der im Muskel von der dem Nerveneintritt näher gelegenen Ableitungsstelle zu der entfernter gelegenen verläuft. Bei symmetrischer Lage der Ableitungsstellen ist die Richtung des Aktionsstromes schwankend. — An den völlig unversehrten Muskeln des lebenden Menschen jedoch, welche vom Nerven aus in tetanische Contraction versetzt werden, fehlt ein solcher Strom (*Hermann*[36]) (Erklärung s. unter 3).

Negativität der erregten Muskelsubstanz.

3. Wird ein unversehrter stromloser Muskel an einem Ende durch einen einmaligen Reiz direkt gereizt, so daß nun die „Contractionswelle“ (§ 221) durch die ganze Länge der Muskelfasern hindurchzieht, so ist jede Muskelstelle im Momente ihrer Erregung, kurz bevor sie sich contrahiert, negativ elektrisch gegenüber der ruhenden Muskelsubstanz. Es läuft also eine „Negativitätswelle“ der „Contractionswelle“ vorauf, erstere fällt also in die Zeit der latenten Reizung (*v. Helmholtz*[37]). Negativitäts- und Contractionswelle haben gleiche Geschwindigkeit von etwa 3 *m* in 1 Sekunde.

Die elektrischen Erscheinungen bei der Erregung des Muskels (und Nerven) erklären sich nach der *Hermann*schen Alterationstheorie (vgl. pag. 584) dadurch, daß jedesmal das erregte Protoplasma sich negativ elektrisch verhält gegenüber dem ruhenden. Ist nun ein Muskel, der an seinem einen Ende direkt gereizt wird, an zwei Stellen seines Verlaufs zum Galvanometer abgeleitet, so wird die der Reizstelle näher gelegene Ableitungsstelle, an welcher die Erregung zuerst eintrifft, zunächst sich negativ verhalten gegen die zweite, noch nicht erregte Stelle, — einen Moment später aber, wenn die Erregung an der zweiten entfernter gelegenen Ableitungsstelle angelangt ist, wird sich die zweite Ableitungsstelle negativ verhalten gegen die erste, schon wieder im Ruhezustande befindliche Ableitungsstelle. Es entsteht daher ein (durch das Capillar-Elektrometer, Saitengalvanometer, Differential-Rheotom nachweisbarer) doppelsinniger Aktionsstrom (*Hermann*[36]): die erste Phase desselben verläuft im Muskel in der gleichen Richtung wie die Erregungswelle, die zweite sofort darauf folgende Phase in der entgegengesetzten Richtung. — Die doppelsinnigen Aktionsströme lassen sich auch am Vorderarm des lebenden Menschen bei Reizung des Plexus brachialis in der Achselhöhle nachweisen (*Hermann*[36], *Piper*[38]).

Doppelsinniger Aktionsstrom.

Das Dekrement der Erregungswelle.

Die beiden Phasen des Aktionsstromes sind beim normal ernährten Muskel gleich stark, d. h. die Erregungswelle pflanzt sich ohne Abschwächung (Dekrement) im normal ernährten Muskel fort (vgl. § 221). Im Lebenden fehlt daher der tetanische Aktionsstrom (vgl. oben unter 2), da die beiden gleich starken Phasen am Galvanometer sich zu Null kompensieren. — Im ausgeschnittenen Muskel dagegen zeigt die Erregungswelle ein Dekrement; die zweite Phase des Aktionsstroms ist daher schwächer als die erste. Die beiden Phasen können sich daher nicht gegenseitig bis zu Null kompensieren: so entsteht bei tetanischer Reizung der ausgeschnittenen Muskeln der tetanische Aktionsstrom (s. oben unter 2). — Liegt endlich die eine Ableitungsstelle am künstlichen Querschnitt, so fällt die zweite Phase völlig fort (da das Gewebe am künstlichen Querschnitt im Absterben begriffen ist): der Aktionsstrom geht in die Erscheinung der negativen Schwankung über (s. oben unter 1).

Elektrische Erscheinungen beim Herzschlage.

Am schlagenden (Frosch-)Herzen, welches man am Galvanometer beobachtet, bewirkt jede Contraction einen Ausschlag der Nadel, und zwar erfolgt derselbe eher als die Contraction des Herzmuskels selbst. Genauere Untersuchungen über die elektrischen Vorgänge im schlagenden Herzen ergaben, daß bei jedem Herzschlag zuerst die Basis, dann die Spitze der Ventrikel negativ wird (*Bayliss* u. *Starling*[39]). Eine kurze Latenzzeit geht voraus. — Wird der Herzmuskel durch Reizung des Vagus in Erschlaffung versetzt (§ 46), so zeigt sich eine positive Schwankung des Muskelstroms (*Gaskell*[40]). Hingegen erzeugt Reizung des N. accelerans (im Muskarinstillstand, selbst wenn der Herzschlag nicht neu angeregt wird) negative Schwankung (*Gaskell*[40]). Über das Elektrokardiogramm beim Menschen vgl. pag. 107.

Auch die beiden Muskeln der Iris zeigen bei ihrer Contraction negative Schwankung (*Reid*[41]). — Die beim Schlucken am Oesophagus abwärts verlaufende Contractionswelle geht mit entsprechenden elektrischen Erscheinungen einher (*Asher* u. *Lüscher*[42]). Vgl. über die Aktionsströme glatter Muskeln *R. F. Fuchs*[43].

Sekundäre Zuckung.

Zum Nachweis der elektrischen Vorgänge bei der Tätigkeit des Muskels erweist sich das Froschpräparat als besonders geeignet. Legt man den Nerven eines Froschpräparates auf den Muskel eines zweiten Präparates, so zuckt jedesmal, wenn der Muskel des letzteren in Zuckung versetzt wird, auch der Muskel des ersteren: „sekundäre Zuckung" (*Galvani*). Legt man den Nerven eines Froschpräparates auf ein schlagendes Säugetierherz, so erfolgt mit jedem Schlage des Herzens eine Zuckung im Schenkel, und zwar geht die Zuckung des Schenkels der Contraction des Herzens vorauf (*Kölliker* u. *Müller*[44]). So zuckt auch nach Durchschneidung des N. phrenicus (besonders links) das Zwerchfell beim Herzschlage. — Der sich contrahierende Muskel erregt so auch einen an denselben angedrückten anderen Muskel (*Kühne*[45]); dasselbe findet namentlich leicht statt, wenn die benützten Muskeln in beginnender Austrocknung sich befinden (*Biedermann*[46]).

Sekundärer Tetanus.

In entsprechender Weise bewirkt ein durch frequente Induktionsströme in tetanische Contraction versetzter Muskel in einem anliegenden Froschpräparate einen „sekundären Tetanus" (*Du Bois-Reymond*[47]). Das Auftreten des sekundären Tetanus beweist deutlich, daß beim Vorgang der negativen Schwankung im tetanisierten Muskel viele schnell hintereinander erfolgende Stromesschwankungen vorhanden sein müssen (pag. 585), da nur schnelle Schwankungen dieser Art tetanisch erregend auf den Nerven wirken, nicht aber andauernde Stromveränderungen (§ 219).

Wenn der Muskel durch willkürliche Innervation tetanisch contrahiert ist, oder durch chemische Reize, oder durch Strychninvergiftung, so erfolgt zwar meist in einem aufgelegten Froschpräparate kein sekundärer Tetanus (*Hering* u. *Friedrich*[48], *Hermann*[49]), doch zeigt das Capillarelektrometer oder Saitengalvanometer, daß sowohl der Strychninkrampf als auch die willkürliche Contraction ein diskontinuierlicher Prozeß ist (vgl. pag. 498). Die geringe Wirksamkeit chemischer Reize erklärt sich wohl daraus, daß durch sie die Muskelfasern nicht in prompter Gleichmäßigkeit zur Contraction gebracht werden. Bei willkürlichem und Strychnintetanus erfolgt vielleicht der elektrische Vorgang mit zu geringer Stromesschwankung. Aus diesem Grunde erregen wohl auch im normalen Körper tetanisch angestrengte Muskeln nicht anliegende Nerven oder Muskeln.

Negative Schwankung im Nerven.

4. Wird ein Nerv, welcher mit Querschnitt und Oberfläche abgeleitet ist, tetanisch gereizt, so nimmt sein Strom ebenfalls ab (*Du Bois-Reymond*[50]). Diese „negative Schwankung" ist gleichfalls aus sehr schnell hintereinander erfolgenden, periodischen Schwankungen des ursprünglichen Stroms zusammengesetzt (wie im tetanisierten Muskel); es gelang sogar *Hering*[51], durch dieselben, wie beim Muskel, sekundären Tetanus hervorzurufen. — Die Größe der negativen Schwankung ist abhängig von der Größe des primären Ausschlages, ferner von dem Grade der Nervenerregbarkeit und von der Stärke des angewandten Reizes. Die negative Schwankung ist sowohl bei tetanisierender Reizung als auch bei einzelnen Reizwellen nachweisbar; sie wird auch bei chemischer, mechanischer und, wo dies möglich ist, reflektorischer Reizung beobachtet. — Die negative Schwankung pflanzt sich nach beiden Seiten im Nerven fort (§ 246).

Die negative Schwankung nach chemischen (*Grützner*[52]) oder mechanischen Reizen sieht man namentlich an abgekühlten Winterfröschen (*Steinach*[53]) (auch bei Anwendung eines peripheren Druckreizes an der Haut (*Steinach*[53]), sowie am frischen elek-

trischen Nerven von Torpedo (*S. Fuchs*[54]). — Auch marklose Nerven zeigen negative Schwankung (*Kühne* u. *Steiner*[55] u. a.) [wie sie überhaupt alle elektrophysiologischen Erscheinungen qualitativ in gleicher Weise zeigen wie die markhaltigen Nerven (*Boruttau*[56])].

Eine Veränderung des chemischen Geschehens in einem Teile des protoplasmatischen Gebildes kann nach *Hering*[28] nicht allein in der Art vorkommen, daß der Teil, welcher sich zersetzt (dissimiliert), zu dem unveränderten Teile sich negativ verhält, — sondern auch in der Art, daß der Teil, welcher sich ersetzt (assimiliert), zu dem übrigen Teile sich positiv verhält. So fand *Hering*[57], daß die durch elektrische Tetanisierung bewirkte negative Schwankung des Nervenstromes im allgemeinen von einer positiven gefolgt ist, welche sich unmittelbar an die negative anschließt. Sie wächst bis zu einem gewissen Grade mit der Dauer der Erregung sowie mit der Stärke der Reizströme und der beginnenden Vertrocknung der Nerven, und wenn die dem Längsschnitte entsprechende Ableitungsstelle vom Querschnitt abrückt. *Garten*[58] zeigte, daß der Prozeß, der der positiven Nachschwankung zugrunde liegt, sich an der Längsschnittelektrode abspielt. — Vgl. auch die positive Schwankung des Muskelstroms bei Vagusreizung, pag. 587.

Negativitätswelle im Nerven.

5. Die analoge Erscheinung wie der Muskel sub 3 zeigt auch der Nerv: Die Negativitätswelle läßt sich am besten verfolgen, wenn man ihre Fortpflanzungsgeschwindigkeit durch Einwirkung von Kälte stark verlangsamt (*Hermann*[59]). In ihrem Verlaufe nimmt die Negativitätswelle an Größe nicht ab (im ausgeschnittenen Muskel nimmt sie ab). Der Vorgang der negativen Schwankung pflanzt sich durch den Nerven mit meßbarer Geschwindigkeit fort, die der Fortpflanzung der Erregung selbst gleich ist (§ 246) und im normalen Mittel 27—28 Meter in 1 Sekunde beträgt. Diese Geschwindigkeit zeigt dieselben Variationen wie die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Nervenreizes.

Geschwindigkeit der Fortpflanzung der negativen Schwankung im Nerven.

Das Differential-Rheotom.

J. Bernstein[60] hat mittelst des **Differential-Rheotoms** — in folgender Weise gefunden, wieviel Zeit die negative Stromesschwankung im Nerven bedarf, um sich von der Stelle des Reizes durch die Bahn des Nerven fortzupflanzen. Ein langer Nerv (Fig. 175, *Nn*) wird so hergerichtet, daß an seinem einen Ende *(N)* Querschnitt und Oberfläche zum Galvanometer *(G)* abgeleitet werden. Am anderen Ende *(n)* liegen die Elektroden einer Induktionsrolle *(J)*. Eine um ihre vertikale Achse *(A)* durch Schnurlauf *(S)* schnell rotierende Scheibe *(B)* besitzt an einer Stelle ihrer Peripherie eine Vorrichtung *(C)*, durch welche der Strom der primären Kette *(E)* bei jeder Umdrehung schnell geschlossen und wieder geöffnet wird. Dies bewirkt also jedesmal einen reizenden Schließungs- und Öffnungs-Induktionsschlag am Nervenende. An der diametral gegenüberliegenden Seite *(rr)* der Peripherie der Scheibe ist eine Vorrichtung *(c)*, durch welche der Galvanometerkreis bei jeder Umdrehung geschlossen und geöffnet wird. Es findet also in demselben Zeitmomente die Reizung und die Schließung des Galvanometerkreises statt. Bei schneller Rotation der Scheibe zeigt nun das Galvanometer nur den starken Nervenstrom an (Ausschlag der Magnetnadel bis *y*). In demselben Zeitmomente der Reizung ist nämlich die negative Schwankung noch nicht bis zum andern Nervenende vorgedrungen. Wird jedoch nunmehr jene Vorrichtung, welche den Galvanometerkreis schließt, an der Peripherie der Scheibe so verschoben (bis nach *o*), daß der Galvanometerkreis etwas später geschlossen wird, als der Nerv gereizt wurde, so erscheint der Strom durch die negative Schwankung geschwächt (Ausschlag bis nach *x* zurückgehend). Die Zeit für die Strecke der Schließungsverschiebung, welche sich aus der bekannten Umdrehungsgeschwindigkeit der Scheibe ergibt, ist gleich der Zeit, welche der die negative Schwankung erzeugende Reiz gebraucht hat, um sich von dem einen Ende des Nervens *(n)* bis zum andern *(N)* fortzupflanzen. —

Das Differential-Rheotom ist nicht nur für den hier skizzierten Versuch, sondern auch für sehr viele andere Untersuchungen über die negative Schwankung von großer Bedeutung geworden, da es mit Hilfe desselben möglich ist, auch schnell verlaufende elektrische Vorgänge (wie z. B. die einzelnen schnell auf einander folgenden Schwankungen, aus denen sich die negative Schwankung zusammensetzt) mit dem langsam reagierenden Galvanometer zu beobachten. Da die Ableitungsstellen in *N* nicht dauernd mit dem Galvanometer in Verbindung gesetzt sind, sondern immer nur für einen Moment, und zwar stets im gleichen Zeitintervall nach jedesmaliger Reizung, so wird aus der jeder Reizung folgenden Schwankung jedesmal nur ein kleiner Teil ausgeschnitten und zur Einwirkung auf das Galvanometer gebracht. Während bei dauerndem Schluß des Galvanometerkreises die entgegengesetzt gerichteten Phasen der einzelnen Schwankungen sich gegenseitig aufheben, kommen beim Differential-Rheotom nur Ausschnitte jeder einzelnen Schwankung von

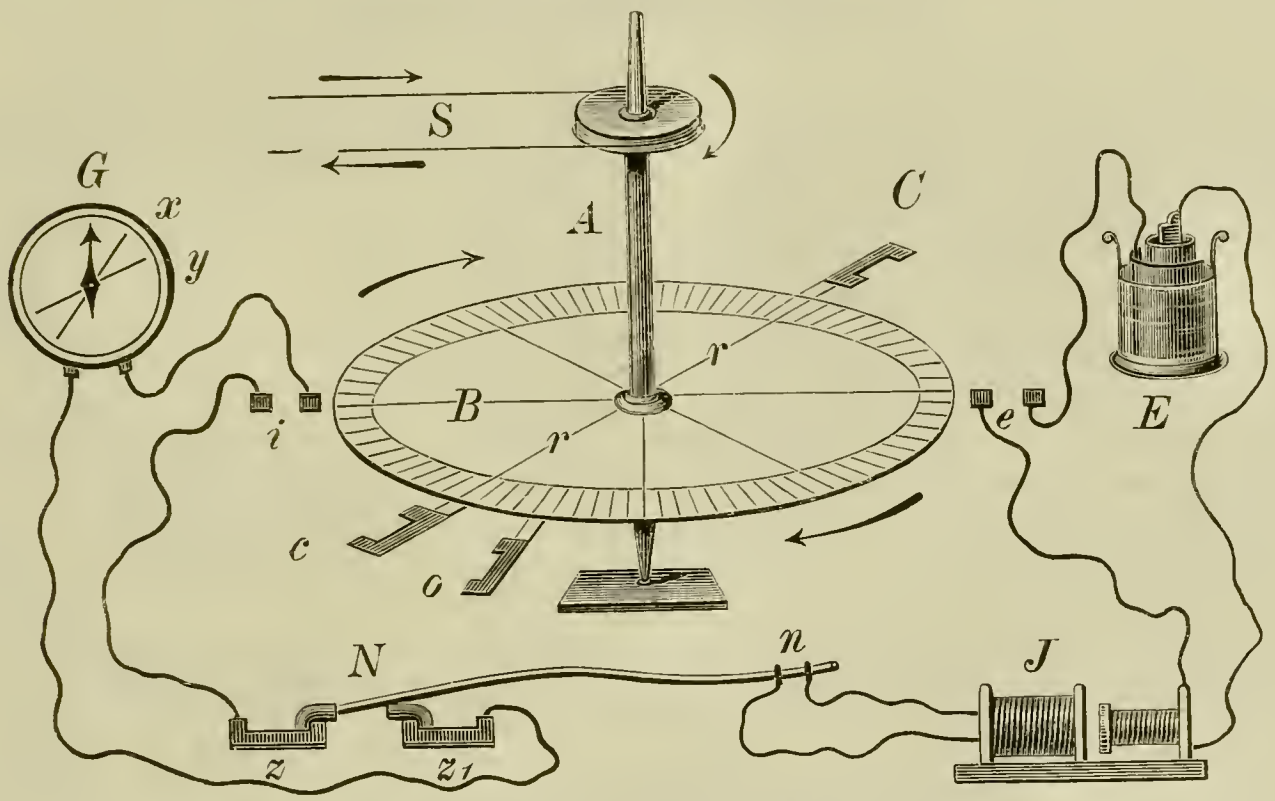
jedesmal gleicher Richtung zur Einwirkung auf das Galvanometer, so daß sich die Wirkungen addieren. Indem man nun in mehreren aufeinander folgenden Versuchen die Zeit zwischen Reizung und Schließung des Galvanometerkreises (durch Verschiebung der Vorrichtung *c* an der Peripherie der Scheibe) verändert, kann man nach und nach alle einzelnen Teile der Schwankungskurve untersuchen und daraus den wirklichen Verlauf der Schwankung zusammensetzen.

Die negative Stromesschwankung im Nerven fehlt im degenerierten Nerven, und zwar schon, sobald dessen Reizbarkeit erloschen ist.

Elektrische Erscheinungen am Auge.

Das frisch exstirpierte Auge[61] zeigt einen Ruhestrom, der im äußeren Schließungsbogen von der Cornea (+) zum Sehnervenquersehnitt (—) gerichtet ist. Bei Belichtung des Auges treten Stromessehwankungen auf als Ausdruck der Erregung; die Art dieser Stromessehwankungen ist für

Fig. 175.



Schema des *Bernstein*schen Differential-Rheotoms.

versehiedene Tierarten, ferner bei verschiedenartiger Beliehtung (stetige Beliehtung, Liehtblitze) wechselnd.

Das Froschauge zeigt bei stetiger Belichtung eine negative, dann eine positive Belichtungsschwankung, diese sinkt mehr oder weniger wieder ab und es folgt eine zweite positive Belichtungsschwankung. Bei Verdunkelung tritt eine positive Verdunkelungsschwankung ein. Beim Warmblüterauge ergeben sich mannigfache Abweichungen. Es kann die negative Belichtungsschwankung fehlen (Katze, Hund, Kaninehen), ebenso kann die zweite positive Belichtungsschwankung fehlen oder sehr klein sein (Bussard, Hund). Bei Verdunkelung kann eine negative Verdunkelungsschwankung auftreten (Katze, Kaninchen, Hund), oder es kann der positive Verdunkelungsausschlag sehr klein sein (Taube, Huhn, Bussard) oder manchmal ganz fehlen (*Piper*[62]).

Netzhäute mit durch Licht gebleichtem Schrot zeigten kleinere Schwankungen (*Kühne* u. *Steiner*[63]). In der Netzhaut der Tagvögel treten die maximalen Stromwerte auf bei Belichtung mit den langwelligen Strahlen des Spektrums, viel geringere bei Belichtung mit grünen und blauen Lichtern; bei den Nachtvögeln ist es gerade umgekehrt (*Piper*[62]). (Vgl. Adaptation des Auges.)

Sekretionsstrom.

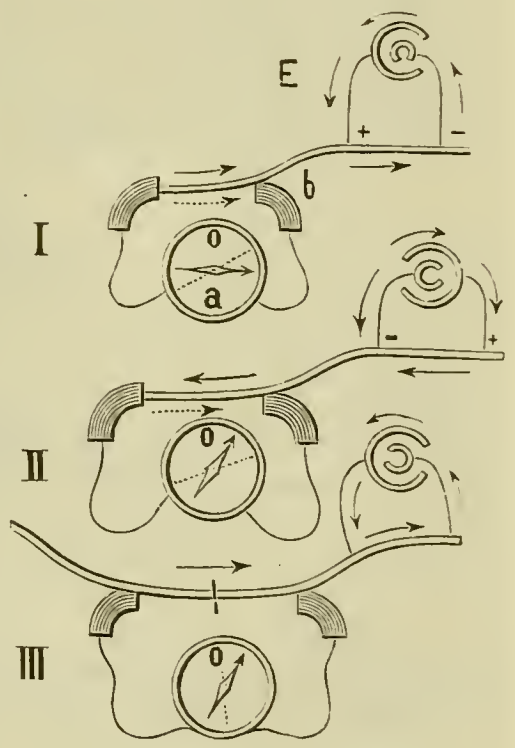
Reizung der Sekretionsnerven — der drüsenhaltigen Häute ruft unter Absonderung eines Sekrets Änderungen in den ruhenden Strömen hervor (*Rocher*[64]). Dieser „Sekretionsstrom“ ist in der Haut des Froseh es und der Warmblüter dem Ruhestrom gleichgeriehtet (beim Froseh geht mitunter ein umgekehrter Strom vorauf) (*Hermann*[65], *Orbeli*[66]).

Hautstrom. Leitet man bei der Katze die Haut beider Hinterpfoten gleichmäßig ab und reizt man nun einen Ischiadicus, so tritt unter Absonderung von Schweiß (§ 188, II) ein einsteigender Sekretionsstrom auf. Wenn in analoger Weise beim Menschen zwei Hautstellen der Extremitäten gleichmäßig abgeleitet werden und die eine Extremität contrahiert die *Schleimhautstrom.* Muskeln, so tritt ebenso ein einsteigender Strom auf, der ebenfalls als Sekretionsstrom aufzufassen ist (*Hermann* u. *Luchsinger*[67]). — An der Magenschleimhaut sind bei *Drüsenstrom.* Reizung des Vagus Aktionsströme beobachtet worden (*Bohlen*[68], *Waller*[69]). — Speicheldrüsen (Hund) zeigen die äußere Oberfläche negativ gegen den Hilus. Bei reichlicher wässeriger Sekretion (Chordareizung, § 98) zeigt die Oberfläche eine 1. Phase negativer Spannung gegen den Hilus, welcher zuweilen eine 2. Phase schwächerer entgegengesetzter Spannungsdifferenz folgt. Bei reichlicher wässeriger Absonderung überwiegt die 1. Phase, bei spärlicher zähflüssiger die 2. (*Bayliss* u. *Bradford*[70]).

253. Ströme des Nerven und Muskels im elektrotonischen Zustande.

Positive Phase des Elektrotonus. 1. Wird ein Nerv so mit den Zuleitungsgefäßen in Verbindung gesetzt (Fig. 176, *I*), daß ein Querschnitt dem einen anliegt und seine Oberfläche das andere berührt, so zeigt der Multiplikator einen starken Nervenstrom an. Wird nun durch das das Zuleitungsgefäß überragende Nervenende der Länge nach ein konstanter elektrischer Strom (den man den „polarisierenden“ nennt) gesendet, dessen Richtung mit dem Strom im Nerven übereinstimmt, so zeigt die Magnetnadel einen noch stärkeren Ausschlag als Zeichen der Zunahme des Nervenstromes: „positive Phase des Elektrotonus“. Dieselbe ist um so größer, je länger die durchströmte Nervenstrecke und je stärker der polarisierende Strom ist, ferner je kleiner der Abstand der durchströmten Strecke von dem den Elektroden anliegenden Teile des Nerven ist.

Fig. 176.



Negative Phase des Elektrotonus. 2. Hat bei derselben Lage des Nerven der durchgeleitete elektrische konstante Strom die entgegengesetzte Richtung des eigenen Nervenstroms *(II)*, so zeigt sich Abnahme des letzteren: „negative Phase des Elektrotonus“.

3. Liegt der Nerv mit zwei Stellen seiner Oberfläche den Zuleitungsgefäßen an, und zwar etwa gleich weit vom Äquator *(III)*, so zeigt das Galvanometer bei dieser unwirksamen Anordnung zunächst keinen Ausschlag. Leitet man nunmehr durch das eine freie, überstehende Ende des Nerven einen konstanten Strom, so zeigt die Magnetnadel ebenfalls eine Wirkung in gleichem Sinne mit dem konstanten Strom.

Diese Versuche zeigen, daß der von einem konstanten elektrischen Strom durchflossene Nerv nicht allein innerhalb der direkt durchflossenen Strecke, sondern auch noch darüber hinaus eine Veränderung erfährt, welche man Elektrotonus nennt (*Du Bois-Reymond*[71] 1843): *Physikalischer, physiologischer Elektrotonus.* dieselbe gibt sich einmal in der eben besprochenen Veränderung seiner elektromotorischen Wirksamkeit (physikalischer Elektrotonus) — zweitens in der (in § 254 zu erörternden) Änderung seiner Erregbarkeit (physiologischer Elektrotonus) zu erkennen.

Der elektrotonische Strom ist am stärksten in der Nähe der Elektroden (er kann 25mal stärker sein als der ruhende Nervenstrom, § 251. 6); er ist größer auf der Seite der Anode als auf der der Kathode. — Er tritt mit der Schließung des konstanten Stromes auf, an der Kathode erreicht er früher sein Maximum; an der Anode nimmt er allmählich zu, an der Kathode ab.

Die geschilderten Erscheinungen zeigen sich nur so lange, als der Nerv reizbar ist, sie fehlen an gänzlich abgestorbenen Nerven. Eine Unterbindung des den Galvanometerkreis überragenden Nervenendes hebt die Erscheinungen in der abgebundenen Strecke auf. Die oben beschriebenen galvanischen [durch eigenartige, physikalisch vermittelte Ausbreitung des polarisierenden Stromes bedingten (s. unten)] elektrotonischen Veränderungen der extrapolaren Strecken fehlen den marklosen Nerven, während dagegen der physiologische (§ 254) Elektrotonus denselben zukommt. Durch Ätherbehandlung markhaltiger Nerven kann der physiologische Elektrotonus aufgehoben werden, während jene physikalischen Erscheinungen erhalten bleiben (*Biedermann*[72]).

Fortpflanzungsgeschwindigkeit.

Der Elektrotonus pflanzt sich im Nerven sehr viel schneller fort als die Erregungswelle; wahrscheinlich ist die Ausbreitungsgeschwindigkeit desselben sogar unmeßbar groß. Dies gilt sowohl für den physikalischen wie den physiologischen Elektrotonus (*Hermann, Gildemeister* u. *Weiss*[73]).

Sekundäre Zuckung vom Nerven aus.

Auf dem elektrotonischen Vorgange beruht „die sekundäre Zuckung vom Nerven aus“. Wenn man an einen abgeschnittenen Nerven den Ischiadicus eines Froschpräparates anlegt und hierauf durch das freie Ende des ersteren einen konstanten Strom sendet (nicht-elektrische Nervenreize sind wirkungslos), so zuckt das Froschpräparat. Es geschieht dies deshalb, weil der elektrotonische Strom in dem abgeschnittenen Nerven den anliegenden reizt. Bei schnellem Schließen und Öffnen entsteht so „der sekundäre Tetanus vom Nerven“ aus. — Ganz so verhält es sich mit der „paradoxen Zuckung“. Wendet man nämlich den Strom an auf den einen der beiden Äste, in welche sich der (oben abgeschnittene) N. ischiadicus vom Frosche teilt, so zucken die Muskeln, welche von beiden Nerven versorgt werden. [Es gibt aber auch eine wahre, durch den Aktionsstrom bedingte sekundäre Erregung von Nerv zu Nerv (vgl. pag. 587).]

Paradoxe Zuckung.

Polarisations-Nachströme.

Wird der konstante Strom geöffnet, so zeigen sich „Nachströme“; an der Anode ist der Nachstrom dem polarisierenden entgegengesetzt gerichtet, an der Kathode dagegen gleichgerichtet. Dem anodischen Nachstrom geht ein kurzer, mit dem polarisierenden Strom gleichsinniger Vorschlag voran (*Hermann*[74]).

Muskelstrom im Elektrotonus.

4. Der Muskel zeigt ebenfalls die elektrotonisierende Wirkung des konstanten polarisierenden Stromes; doch ist die Wirkung relativ schwach.

Innere Polarisation als Ursache der elektrotonischen Ströme.

Die elektrotonischen Ströme können als auf innerer Polarisation in den Nervenfasern zwischen dem leitenden Kern der Nerven und den Umhüllungsmassen beruhend aufgefaßt werden. Schon *Matteucci*[75] hatte gefunden, daß, wenn man einen Draht mit einer feuchten Hülle rings überzieht und die Hülle mit den Elektroden einer konstanten Kette in Verbindung setzt, auf Polarisation beruhende Ströme auftreten, welche den elektrotonischen im Nerven gleichen. Derartige Kombinationen von zwei Leitern der Elektrizität, die in einer polarisierbaren Grenzfläche oder Grenzschicht zusammenstoßen, werden als Kernleiter bezeichnet.

Kernleitertheorie.

Besitzt entweder der Draht oder die feuchte Hülle an einer Stelle eine Unterbrechung, so gehen die Polarisationsströme nicht über jene Diskontinuitätsstelle hinaus. Die an der Oberfläche des Drahtes sich entwickelnde Polarisation bewirkt durch ihren Übergangswiderstand, daß der zugeleitete Strom sich weit über die Elektroden hinaus verbreitet.

Muskeln und Nerven bestehen nun ähnlich aus Fäden, umgeben von indifferenten Leitern. Sobald ein konstanter Strom an ihrer Oberfläche geschlossen wird, entwickelt sich innere Polarisation zwischen beiden, welche die elektrotonische Stromausbreitung nach sich zieht (sie verschwindet bei der Öffnung wieder) (*Hermann*[76]). — Nach *Boruttau*[77] lassen sich alle elektrischen Phänomene des Nerven erklären, wenn man ihn in seiner Eigenschaft als Kernleiter auffaßt.

254. Veränderte Erregbarkeit des Nerven und Muskels im elektrotonischen Zustande.

Wird ein lebendiger Nerv in einer bestimmten Strecke von einem konstanten elektrischen („polarisierenden“) Strom durchflossen (Elektrotonus), so zeigt der Nerv außer den Veränderungen in seinem elektromotorischen Verhalten (§ 253) Veränderungen seiner Erregbarkeit

Physiologischer Elektrotonus.

(physiologischer Elektrotonus) (*Pflüger*[78]). Der Zustand der veränderten Erregbarkeit erstreckt sich nicht allein über die durchströmte („intrapolare") Strecke, sondern sie teilt sich dem gesamten Nerven mit. *Pflüger* hat (1859) das folgende Gesetz des Elektrotonus aufgedeckt:

Verminderte Erregbarkeit im Anelektrotonus, vermehrte im Katelektrotonus.

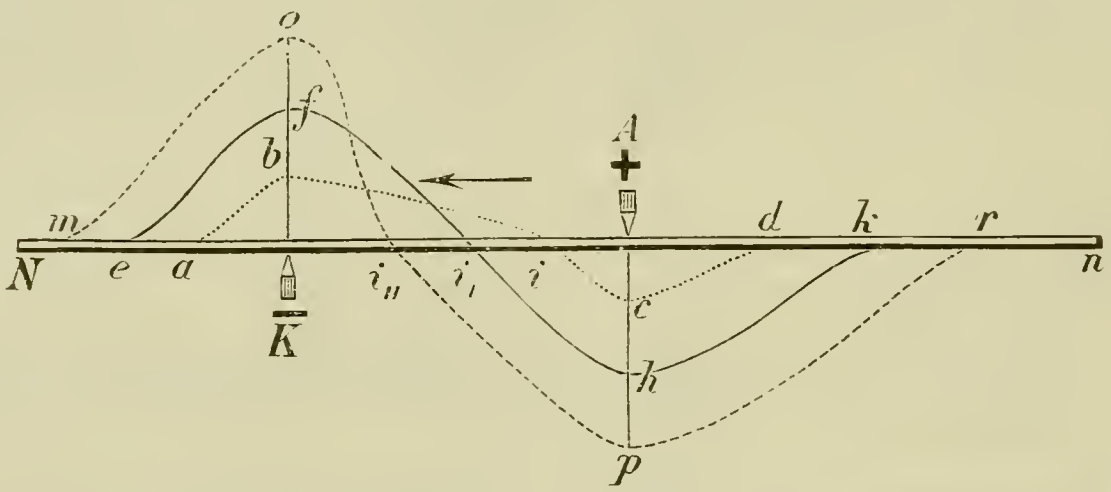
Am positiven Pole (Anode) (Fig. 177 *A*) ist die Erregbarkeit vermindert, hier herrscht der Anelektrotonus; am negativen Pole (Kathode) *(K)* ist sie erhöht, die hier herrschende gesteigerte Erregbarkeit heißt Katelektrotonus. In der Nähe der Pole sind diese Veränderungen der Erregbarkeit am bedeutendsten.

Intrapolare Strecke.

Indifferenzpunkt.

In der intrapolaren Strecke muß natürlich ein Punkt vorhanden sein, wo Anelektrotonus und Katelektrotonus aneinander grenzen, wo also die Erregbarkeit unverändert ist: diesen Punkt nennt man den Indifferenzpunkt. Derselbe liegt bei schwachen Strömen nahe der Anode *(i)*, bei starken jedoch nahe der Kathode *($i_{„}$)*; daher ist im ersteren Falle die ganze intrapolare Strecke höher erregbar, im letzteren Falle weniger er-

Fig. 177.



Schema der elektrotonischen Erregbarkeitsverhältnisse.

regbar. Sehr starke Ströme setzen auch das Leitungsvermögen an der Anode sehr herab, sie können sogar hier den Nerven völlig leitungsunfähig machen.

Depressive Kathodenwirkung.

Die gesteigerte Erregbarkeit an der Kathode beginnt, wenn der Strom einige Zeit hindurch dauernd am Nerven geschlossen gehalten wird, wieder allmählich zu sinken und geht in eine Herabsetzung der Erregbarkeit über und der Nerv wird hier leitungsunfähig, depressive Kathodenwirkung (*Werigo*[79], *Bürker*[80]).

Extrapolare Strecke.

Außerhalb der Elektroden („extrapolar") dehnt sich der Bereich der veränderten Erregbarkeit um so weiter aus, je stärker der Strom ist. Ferner ist bei den schwächsten Strömen die Strecke des extrapolaren Anelektrotonus größer als die des extrapolaren Katelektrotonus; bei starken Strömen kehrt sich dieses Verhältnis um.

Die Fig. 177 zeigt die Erregbarkeitsverhältnisse des Nerven *(Nn)*, der von einem konstanten Strom in der Richtung des Pfeiles durchflossen wird, im schematischen Aufriß. Die Kurven sind so dargestellt, daß die Grade der erhöhten Erregbarkeit in der Umgebung der Kathode *(K)* als Erhebungen oberhalb des Nerven aufgetragen sind, — die der erniedrigten an der Anode *(A)* als Senkungen. — Die Kurve *moi„pr* zeigt die Erregbarkeitsgrößen bei starkem Strome, — die Kurve *efi,hk* bei mittelstarkem, — endlich *abicd* bei schwachem Strome.

Einflüsse.

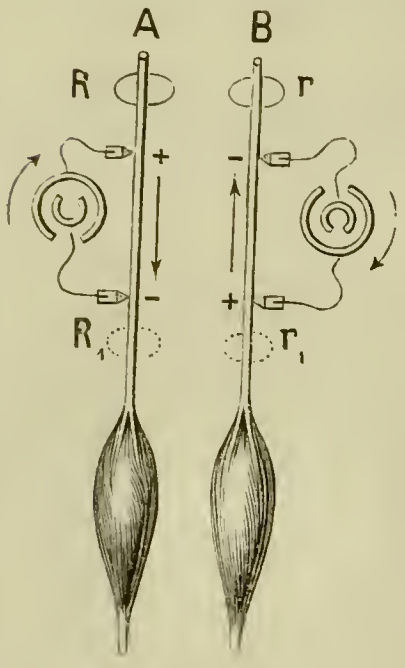
Die elektrotonischen Wirkungen nehmen mit der Länge der durchflossenen Nervenstrecke zu. — Die Ausbreitungsgeschwindigkeit des Elektrotonus ist unmeßbar groß. (Vgl. pag. 591.) — Durch Kälte wird der Elektrotonus vermindert (*v. Gendre*[81]), ebenso durch Erwärmung auf 40°. Bei 30° ist der Katelektrotonus vermehrt, der Anelektrotonus vermindert (*Waller*[82]). — Auch bei Induktionsströmen setzt die Anode die Reizbarkeit herab (*Sewall*[83], *Piotrowski*[84] u. a.).

Wird der polarisierende Strom geöffnet, so zeigt sich zuerst eine Umkehrung der Erregbarkeitsverhältnisse; darauf folgt Übergang in den normalen Erregbarkeitszustand des ruhenden Nerven (*Pflüger*[78]).

Nachweis des Elektrotonus am motorischen Nerven.

Naehweis der Erseheinungen des Elektrotonus. — 1. Am motorischen Nerven (Fig. 178). Dem Nerven eines Nervmuskelpräparates vom Froseh wird der Strom eines konstanten Elementes mittelst unpolarisierbarer Elektroden zugeleitet: polarisierender Strom. Zur Reizung des Nerven dient ein Öffnungsinduktionsstrom (Reizstrom) — oder ein chemiseher (Kochsalz) — oder ein meehaniseher Reiz; man führt die Reizung bald in der Gegend der Anode, bald in der Gegend der Kathode aus und vergleieht die Wirkungen der Reizung vor und nach Schluß des polarisierenden Stromes. Es ergeben sieh die folgenden vier Fälle: a) absteigender polarisierender Strom (Fig. 178, *A*), Reizung an der Anode (bei *R*): die Zuckungen des Muskels werden naeh Schluß des polarisierenden Stromes sehwäeher oder versehwinden ganz. b) absteigender polarisierender Strom (Fig. 178, *A*), Reizung an der Kathode (bei R_1): die Zuekungen des Muskels werden naeh Schluß des polarisierenden Stromes stärker. e) aufsteigender polarisierender Strom (Fig. 178, *B*), Reizung an der Anode (bei r_1): Wirkung wie bei a. d) aufsteigender polarisierender Strom (Fig. 178, *B*), Reizung an der Kathode (bei *r*): bei sehwaehen polarisierenden Strömen nehmen die Zuckungen des Muskels an Größe zu; bei stärkeren polarisierenden Strömen dagegen werden die Zuekungen kleiner oder versehwinden sogar ganz. Der Grund für dieses letztere, anseheinend abweiehende Verhalten liegt darin, daß unter dem Einflusse starker Ströme das Leitungsvermögen an der Anode herabgesetzt oder aufgehoben wird (pag. 592): obwohl daher der Reiz eine Nervenstreeke trifft, die sich im Zustande des Katelektrotonus, also erhöhter Erregbarkeit befindet, bewirkt er doch nur sehwäehere oder gar keine Zuekungen des Muskels, weil er infolge der Herabsetzung der Leitfähigkeit an der Anode nieht unbehindert zum Muskel hin gelangen kann.

Fig. 178.

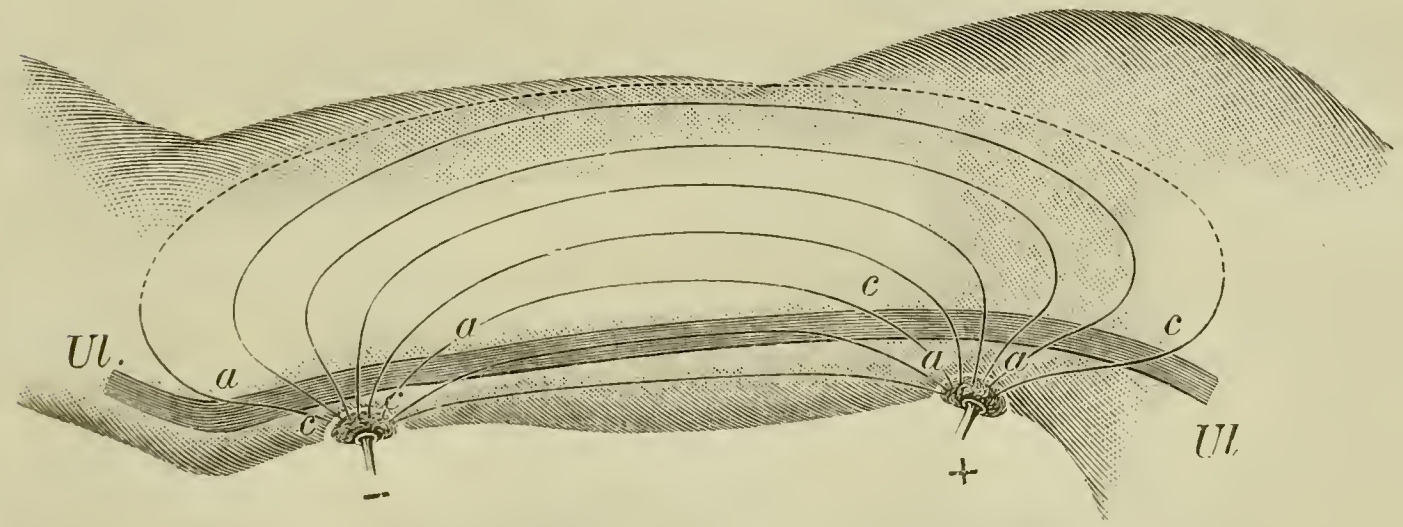


Prüfung der Erregbarkeit im Elektrotonus.

Nachweis des Elektrotonus am Nerven ohne Muskel,

Man kann die Erseheinungen des Elektrotonus aneh an einem Nerven ohne Muskel naehweisen: als Reizeffekt benutzt man dann an Stelle der Zuekungen des Muskels die negative Stromesseh wankung des Nerven: diese fällt geringer oder größer aus, je naehdem die Reizung im Bereiche des An- oder des Katelektrotonus stattfindet.

Fig. 179.



Schema der Verteilung des elektrischen Stromes im Arme bei der Galvanisation des N. ulnaris.

am lebenden Menschen.

Auch am lebenden Mensehen kann man die Erseheinungen des Elektrotonus nachweisen (*Eulenburg*[85]). Man muß dabei aber die eigenartigen Verhältnisse der Stromverteilung in dem untersuehten Körperteile berüeksiehtigen. Legt man z. B. die Elektroden des polarisierenden Stromes an den Verlauf des N. ulnaris (Fig. 179), so setzen allerdings die in den Nerven bei *a a* eintretenden Stromfäden hier an der Anode die Erregbarkeit herab, allein auf- und abwärts von der Anode, bei *c c* tritt der Strom aus dem

Nerven zum Teil wieder aus und bewirkt hier natürlich Katelektrotonus. In entsprechender Weise herrscht nur unmittelbar an der Applikationsstelle der Kathode gesteigerte Erregbarkeit, aber auf- und abwärts davon, wo Stromfäden in den Nerven eintreten, Anelektrotonus (*Erb*[86]). Man darf hier also nicht in der Umgebung einer Elektrode die Erregbarkeit prüfen, sondern muß den Reiz unmittelbar an derselben Stelle wie die Elektrode einwirken lassen, indem man entweder mechanische Reizung anwendet oder den Reizstrom zugleich durch die Bahn des polarisierenden Stromes leitet (*de Watteville*[87]).

Nachweis des Elektrotonus am sensiblen Nerven.

2. Am sensiblen Nerven. Gereizt wird beim dekapitierten Frosch der N. ischiadicus der einen Seite, als Reizeffekt benutzt man die Reflexzuckungen im Bein der anderen Seite. Diese verschwinden, wenn man an dem Nerven einen polarisierenden Strom so schließt, daß die Reizung im Bereiche des Anelektrotonus erfolgt (*Pflüger* u. *Zurhelle*[88], *Hällstén*[89]).

Beim Muskel bleiben die elektrotonischen Zustandsveränderungen auf die Elektrodenstellen selbst beschränkt; sie breiten sich nicht wie beim markhaltigen Nerven beiderseits von der Elektrode aus.

255. Gesetz der polaren Erregungen. Zuckungsgesetz.

Gesetz der Schließungs- und Öffnungsreizung.

Sowohl im Momente des Entstehens, als auch in dem des Verschwindens des Elektrotonus [also bei Schließung und bei Öffnung des Stromes] erleidet der Nerv eine Reizung. — 1. Beim Schluß des Stromes findet diese Reizung nur an der Kathode statt, also im Momente, wo der Katelektrotonus entsteht. — 2. Bei der Öffnung des Stromes erfolgt die Reizung nur an der Anode, also im Momente, in welchem der Anelektrotonus vergeht. — 3. Von diesen beiden Reizen ist der beim Entstehen des Katelektrotonus (bei Schluß des Stromes) auftretende stärker als der durch das Verschwinden des Anelektrotonus (bei Öffnung des Stromes) erzeugte (*Pflüger*[90]).

Nachweis der polaren Erregungen.

Daß die Reizung bei der Öffnung des Stromes allein von der Anode herrührt, bewies *Pflüger*[90] in folgender Weise mit Hilfe des „*Ritter*schen Öffnungstetanus". Wenn man durch eine längere Nervenstrecke einen stärkeren konstanten Strom geleitet hat, so entsteht nach der Öffnung ein länger dauernder Tetanus (*Ritter* 1798). War der Strom absteigend gewesen, so hört dieser Tetanus sofort auf nach Durchschneidung der intrapolaren Nervenstrecke, ein Beweis, daß die (tetanische) Reizung von der (nunmehr abgeschnittenen) Anode ausging. War der Strom aufsteigend, so hat dieselbe Operation kein Verschwinden des Tetanus zur Folge.

Pflüger[90] u. *v. Bezold*[91] fanden einen weiteren Beweis dafür, daß die Schließungszuckung von der Kathode, die Öffnungszuckung von der Anode ausgeht, darin, daß bei absteigendem Strome die Latenzzeit der Öffnungszuckung länger ist als die Latenzzeit der Schließungszuckung (der Reiz geht bei der Öffnungszuckung von der vom Muskel weiter ab liegenden Anode aus) — und daß umgekehrt bei aufsteigendem Strome die Latenzzeit der Schließungszuckung länger ist als die der Öffnungszuckung (der Reiz geht jetzt bei der Schließungszuckung von der vom Muskel weiter ab liegenden Kathode aus). Die beobachtete Zeitdifferenz entspricht der Fortpflanzungszeit des Reizes durch die intrapolare Strecke (§ 246). — Wenn man an einem Froschpräparate einen großen Teil der intrapolaren Strecke (durch Betupfen mit Ammoniak) unerregbar macht, so wirkt immer nur die dem Muskel zugewendete Elektrode erregend: also stets bei absteigendem Strome Schließung und bei aufsteigendem Öffnung (*Biedermann*[92]).

Das Gesetz der polaren Erregung gilt für alle Arten der Nerven.

Zuckungsgesetz.

A. Das Zuckungsgesetz. — Bei Schließung und Öffnung eines konstanten Stromes am motorischen Nerven (Frosch) zeigen die am Muskel auftretenden Zuckungen je nach der Richtung — und Stärke der Ströme — Verschiedenheiten.

1. Sehr schwache Ströme bewirken (nach dem oben angeführten dritten Hauptsatze) sowohl bei absteigendem als auch bei aufsteigendem Strome nur Schließungs-, keine Öffnungszuckung. Das Verschwinden des Anelektrotonus (bei Öffnung des Stromes) ist ein so schwacher Reiz, daß der Nerv noch nicht darauf reagiert.

2. Mittelstarke Ströme bewirken aufsteigend oder absteigend Schließungs- und Öffnungszuckung.

3. Sehr starke Ströme zeigen absteigend nur Schließungszuckung; die Öffnungszuckung fehlt, weil im Elektrotonus bei sehr starken Strömen fast die ganze intrapolare Strecke leitungsunfähig geworden ist (pag. 592). — Aufsteigende Ströme haben nur Öffnungszuckung zur Folge aus demselben Grunde. Von einer gewissen Stärke des Stromes an bleibt der Muskel während des Geschlossenseins in Contraction („Schließungstetanus"). (Vgl. pag. 564.)

Polare Erregung durch Induktionsströme.

Auch die sehr schnell verlaufenden Stromschwankungen der Induktionsströme wirken nur polar erregend, und zwar reizen dieselben — infolge der geringen zeitlichen Dauer (pag. 564) — bis zu einer gewissen Stärke nur an der Kathode durch ihr Entstehen. Erst bei starken Strömen erfolgt auch Reizung beim Verschwinden des Stromes an der Anode, dieselbe ist schwächer und die Erregbarkeit des Nerven ist hier herabgesetzt. Von diesem Gesichtspunkte aus erklären sich die Erscheinungen der sogenannten „übermaximalen Zuckungen" und der „Lücke". Wird nämlich der Nerv des Froschpräparates mit absteigenden Induktionsströmen gereizt, die man allmählich verstärkt, so nehmen zuerst die Zuckungen mit steigender Reizstärke an Größe bis zu einem Maximum (vgl. pag. 491) zu. Bei weiterer Verstärkung wächst die Höhe der Zuckungen zunächst nicht mehr. Wird nun noch weiter verstärkt, so wachsen von einer bestimmten Stromstärke an die Zuckungen nochmals: „übermaximale Zuckungen" (*Fick*[93]). Es kommt nämlich nun erst bei dieser zuletzt erreichten Stärke die Wirkung der Anodenöffnungsreizung zur Geltung, welche sich zu der anfänglich allein wirksamen Kathodenschließungsreizung hinzuaddiert (*Mareš*[94]). — Reizt man in analoger Weise mit aufsteigenden Strömen, so sieht man mit zunehmender Stromstärke zuerst die Zuckungen steigen, dann bei weiterer Verstärkung werden sie dagegen kleiner und können vorübergehend ganz fehlen: „Lücke" (*Fick*[93]). Dieses Aussetzen erklärt sich durch das Wirksamwerden des die Leitung erschwerenden Anelektrotonus. Wird nun noch weiter verstärkt, so treten die Zuckungen wieder auf und werden noch höher: „übermaximale Zuckungen" (*Fick*[93]). Letztere Erscheinung erklärt sich durch das nunmehrige Wirksamwerden der Anodenöffnungsreizung (*Tigerstedt*[95]), welche sich zu der bisher allein wirksamen Kathodenschließungsreizung hinzuaddiert.

Übermaximale Zuckungen.

Lücke.

Zuckungsgesetz des absterbenden Nerven.

Der absterbende Nerv ändert seine Erregbarkeit nach dem *Ritter-Valli*schen Gesetze (vgl. pag. 569). Nach *Rosenthal* u. *v. Bezold*[96] soll man daher bei Reizung einer und derselben Stelle des Nerven mit gleichbleibenden schwachen Strömen infolge der anfänglichen Steigerung der Erregbarkeit nach einander die drei Stadien des Zuckungsgesetzes beobachten können.

Nach *Cl. Bernard*[97], *Schiff*[98], *Valentin*[99], *Rumpf*[100] u. a. soll der lebende, völlig unversehrte, mit den Centralorganen im Zusammenhang stehende Nerv nur Schließungszuckungen bei jeder Stromrichtung zeigen, erst bei größerer Stromstärke auch Öffnungszuckungen.

Über das Verhalten des Zuckungsgesetzes beim lebenden Menschen vgl. § 256.

Erregungsgesetz für die Hemmungs- und Gefühlsnerven.

B. Analoge Erscheinungen, wie sie das Zuckungsgesetz für die motorischen Nerven liefert, lassen sich auch für die Hemmungsnerven und die Gefühlsnerven feststellen.

Zuckungsgesetz am Muskel.

C. Am Muskel — wird das Zuckungsgesetz in der Weise geprüft, daß man das eine Ende desselben ausgespannt erhält, so daß es sich nicht verkürzen kann, und an diesem den Strom schließt und öffnet. Es zeigt dann das bewegliche Ende genau dasselbe Gesetz der Zuckungen, als wäre der motorische Nerv gereizt (*v. Bezold*[101]).

Polare Wirkung am Muskel.

E. Hering u. *Biedermann*[102] zeigten noch deutlicher, daß Schließungs- und Öffnungserregung des Muskels reine Polarwirkungen sind. Sie fanden nämlich, daß, wenn ein schwacher Strom am Muskel geschlossen wird, als erster Erfolg eine kleine, auf die Kathodenhälfte des Muskels beschränkte Zuckung eintritt. Verstärkung des Stromes bewirkt stärkere Zuckung, die sich bis zur Anode hin erstreckt, aber hier doch

schwächer ist als an der Kathode; zugleich verharrt nun der Muskel während des Geschlossenseins des Stromes in einer dauernden Contraction: Schließungsdauercontraction, welche jedoch, selbst bei hoher Stromintensität, auf die Seite der Kathode beschränkt bleibt. Bei der Öffnung erfolgt die Zuckung von der Stelle der Anode aus; auch nach der Öffnung kann der Muskel noch eine Zeitlang in einer Contraction verharren: Öffnungsdauercontraction, welche stets auf die nächste Umgebung der Anode beschränkt bleibt.

Aueh an den glatten Muskeln des ausgeschnittenen und warm gehaltenen Ureters und Darmes läßt sich das Gesetz der polaren Wirkung naehweisen (*Engelmann*[103], *Biedermann* u. *Simchowitz*[104]), — ferner am isolierten Froschventrikel, — ebenso am Hautmuskelschlauche der Würmer (*Fürst*[105]) und der Holothurien (*Biedermann*[106]).

Polares Versagen. Wird das eine Ende eines Muskels abgetötet (Anlegung eines künstliehen Quersehnittes, Behandlung mit versehiedenen chemisehen Stoffen, z. B. Äther, Chloroform usw.), so wird die absterbende Muskelsubstanz an dieser Stelle unerregbar. Legt man nun die eine Elektrode an die abgetötete, die andere an eine normale Stelle des Muskels, so fällt die Sehließungszuekung aus, wenn die Kathode an der abgetöteten Stelle liegt, dagegen die Öffnungszuckung, wenn die Anode an der abgetöteten Stelle liegt: „polares Versagen“ (*Biedermann*[107], *Hermann*[108]). Dieser Versuch beweist sehr deutlich, daß die Erregung dureh den elektrischen Strom eine polare ist.

Hemmende polare Wirkung. Sehr interessant gestaltet sich die Einwirkung eines konstanten Stroms auf einen in Dauercontraction befindlichen Muskel. Leitet man (mittelst unpolarisierbarer Elektroden) einen konstanten Strom der Länge nach durch einen solchen Muskel (z. B. bei Veratrinvergiftung, oder durch den contrahierten Ventrikel), so beginnt beim Schluß an der Anode eine Erschlaffung und breitet sich von hier weiter aus; beim Öffnen des Stromes am dauernd contrahierten Muskel erfolgt die Erschlaffung von der Kathode aus.

Volta-Rittersche Nachwirkungen. Ist ein Nerv oder Muskel längere Zeit von einem konstanten Strome durchflossen gewesen, so zeigt sich oft ein dauernder Tetanus nach der Öffnung (der pag. 594 besprochene „*Ritter*sche Öffnungstetanus, 1798). Schließung der ursprünglichen Stromesrichtung beseitigt ihn wieder, Schließung eines entgegengesetzten Stromes verstärkt ihn („*Volta*sche Alternative“). Die anhaltende Durchströmung erhöht nämlich die Erregbarkeit für die Öffnung des gleichgerichteten und für die Schließung des entgegengesetzten Stromes, umgekehrt vermindert sie dieselbe für die Schließung des gleichgerichteten und die Öffnung des entgegengesetzten (*J. Rosenthal*[109], *Wundt*[110]).

Naeh *Grützner*[111], *Tigerstedt*[112] u. a. liegt die Ursaehe der Öffnungszuekung in der Sehließung der durch Polarisation entstandenen Naehströme (pag. 591) (vgl. *Cremer*[113]).

Engelmann[114] und *Grünhagen*[115] erklärten den Öffnungs- und Schließungstetanus als von latenten Reizungen des präparierten Nerven (Vertroeknen, Temperaturschwankungen) herrührend, die an und für sich zu sehwach sind zum Tetanisieren, die aber zur Wirkung gelangen, wenn in der Kathodengegend nach der Sehließung, in der Anodengegend naeh der Öffnung eine gesteigerte Erregbarkeit des Nerven Platz greift.

Biedermann[116] zeigte, daß man unter Umständen am Froselmervenpräparate zwei hintereinander erfolgende Öffnungszuekungen beobaehten kann, von denen die zweite (später erfolgende) dem *Ritter*sehen Tetanus entspricht. Die erste dieser Zuckungen ist bedingt durch das Vergehen des Anelektrotonus im Sinne *Pflügers*, die zweite erklärt sich wie der *Ritter*sche Öffnungstetanus im Sinne *Engelmanns* und *Grünhagens*.

Kombination des Demarkations- und eines Reizstromes. Gleiehzeitige Wirkung des konstanten Stromes und des eigenen Stromes; — Wirkung zweier Ströme. — In dem zur Prüfung des Zuekungsgesetzes hergerichteten Froschpräparate kommt es im Nerven natürlieh zur Entwicklung eines Demarkationsstromes (§ 251. II). Wird nun an einem solchen Nerven ein künstlieher sehwacher Reizstrom angebraeht, so kann es zwisehen diesen beiden Strömen zu Interferenzerscheinungen kommen: die Schließung eines sehr swaehen konstanten Stromes erzeugt eine Zuekung, die eigentlich keine Schließungszuekung ist, sondern auf der

Öffnung (Ableitung) eines Zweiges des Demarkationsstromes beruht; — umgekehrt kann die Öffnung eines sehr schwachen konstanten Stromes eine Zuckung erzeugen, die eigentlich auf Schließung des durch Nebenschließung (durch die Elektroden) vorher abgeleiteten Nervenstromzweiges beruht (*E. Hering*[117], *Grützner*[111]).

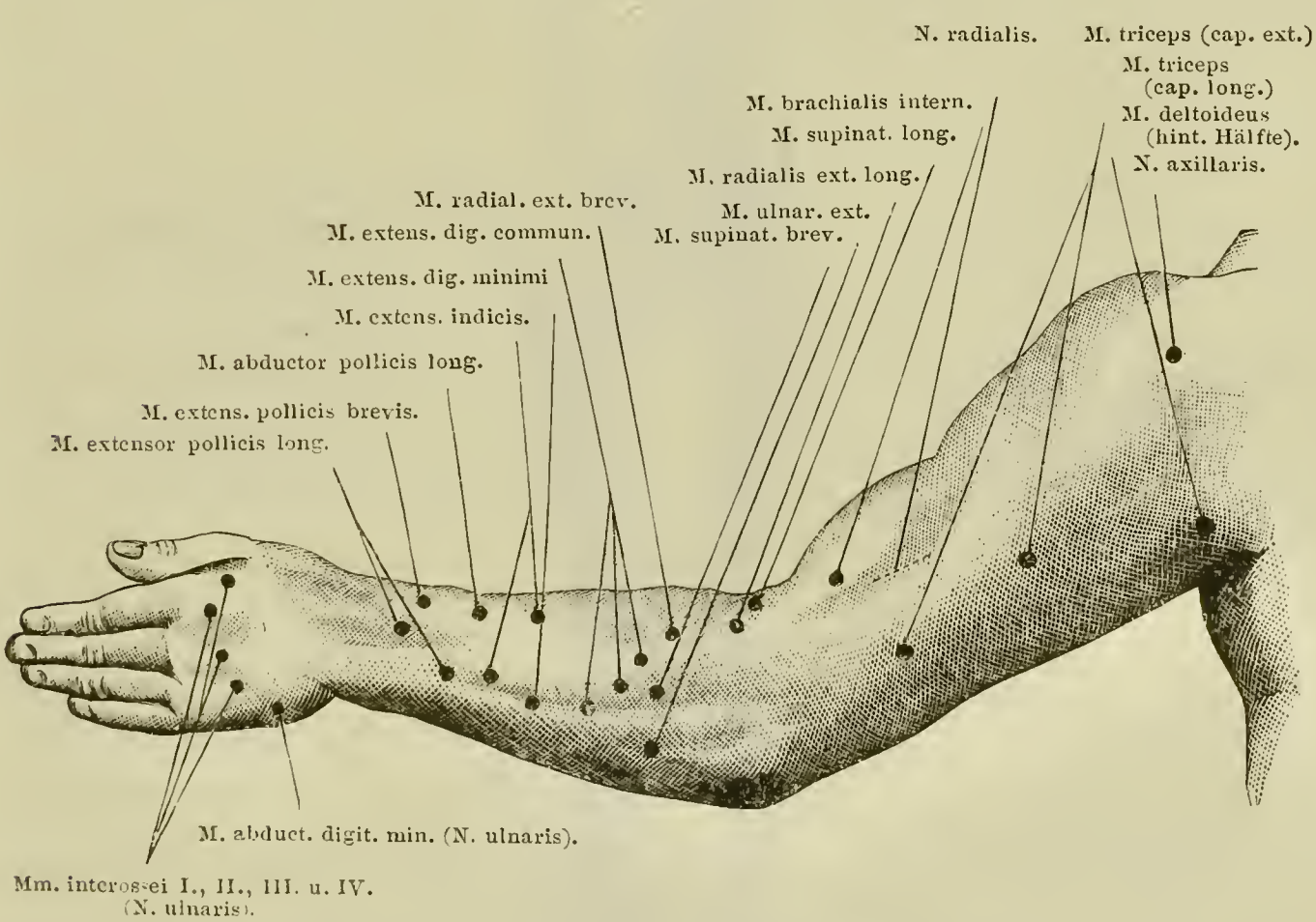
Wirkung zweier Reizströme.

Wird ein motorischer Nerv gleichzeitig von zwei Induktionsschlägen getroffen, so sind folgende zwei Fälle möglich. Entweder der eine Induktionsschlag ist so schwach, daß der Nerv durch ihn allein nicht zuckungserregend gereizt wird, während der andere Schlag nur eine schwache Zuckung bewirkt. In diesem Falle spielt der inframinimale Schlag die Rolle eines schwachen elektrotonisierenden Stromes und die Größe der Zuckung hängt nur davon ab, ob der wirksame Reizschlag im Bereiche der Anode oder der Kathode des inframinimalen Schlages liegt (*Sewall*[83], *Grünhagen*[118], *Werigo*[119]). Bringt man jedoch (weit voneinander entfernt, um elektrotonische Wirkungen auszuschließen) am Nerven zwei ungleich starke Reizschläge an, welche jeder für sich bereits wirksam sind, so tritt der Erfolg ein, als wenn der stärkere Reiz allein wirkte. Die schwächere Erregungswelle geht nämlich in der stärkeren vollkommen unter (*Grünhagen*[118], *Werigo*[119]).

256. Anwendung der Elektrizität auf den lebenden Menschen. Zuckungsgesetz am lebenden Menschen. Entartungsreaktion.

Bei der Anwendung elektrischer Ströme auf den lebenden Menschen zu diagnostischen und therapeutischen Zwecken leitet man den Strom nicht wie in der

Fig. 180.



Motorische Punkte des N. radialis und der von ihm versorgten Muskeln. Dorsalfläche der oberen Extremität (nach *Eichhorst*).

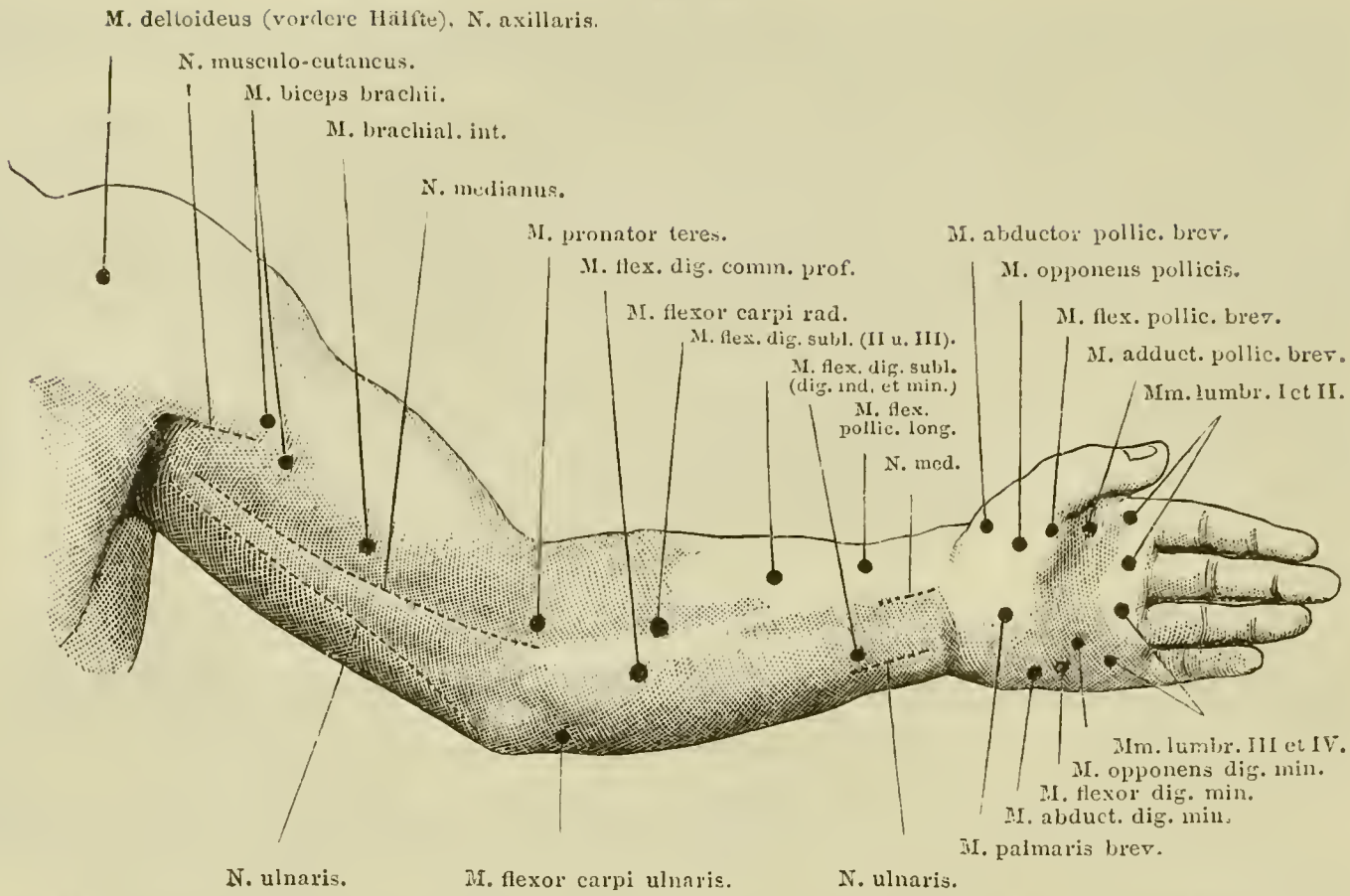
Elektrophysiologie durch zwei gleichgeformte Elektroden zu, sondern man setzt über dem zu behandelnden Organ eine Elektrode von kleinem Querschnitt auf: differente Elektrode, an entfernter Stelle (Rücken, Gesäß usw.) die andere Elektrode von großem Querschnitt: indifferente Elektrode. Es treten dann erregende Wirkungen überhaupt nur an der differenten Elektrode auf, da an der indifferenten wegen der großen Oberfläche die Stromdichtigkeit immer nur gering bleibt: polare Reizmethode. Diejenigen Stellen des Körpers, an denen man am besten die einzelnen Nerven oder Muskeln (meist die Eintrittsstelle des motorischen Nerven) isoliert reizen kann, werden „motorische Punkte“ genannt; ihre Lage geben die Fig. 180, 181, 182, 183, 184 an.

Differente und indifferente Elektrode.

Polare Reizmethode.

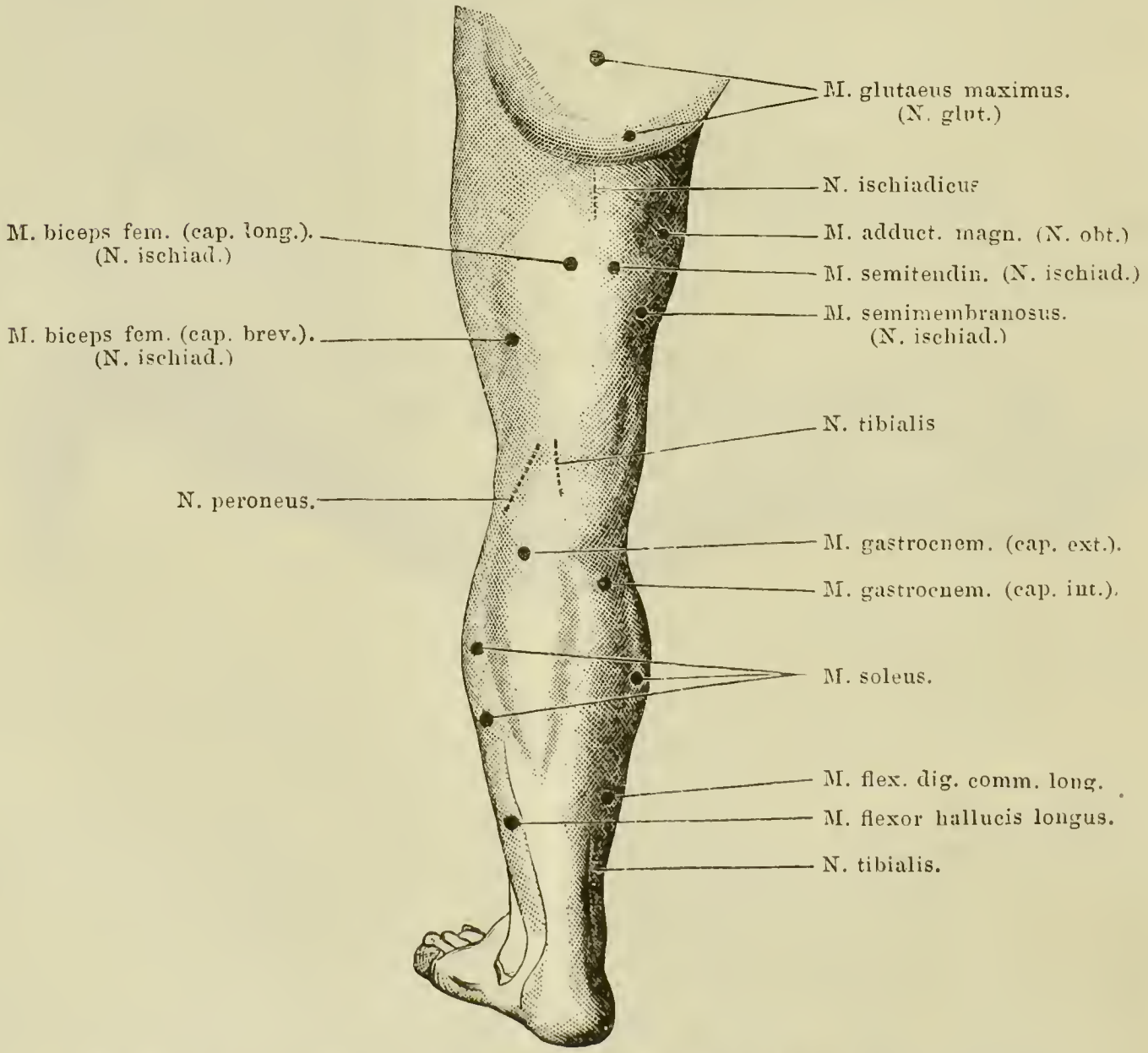
Motorische Punkte.

Fig. 181.



Motorische Punkte des N. medianus und ulnaris sowie der von ihnen versorgten Muskeln. Volarfläche der oberen Extremität (nach *Eichhorst*).

Fig. 182.

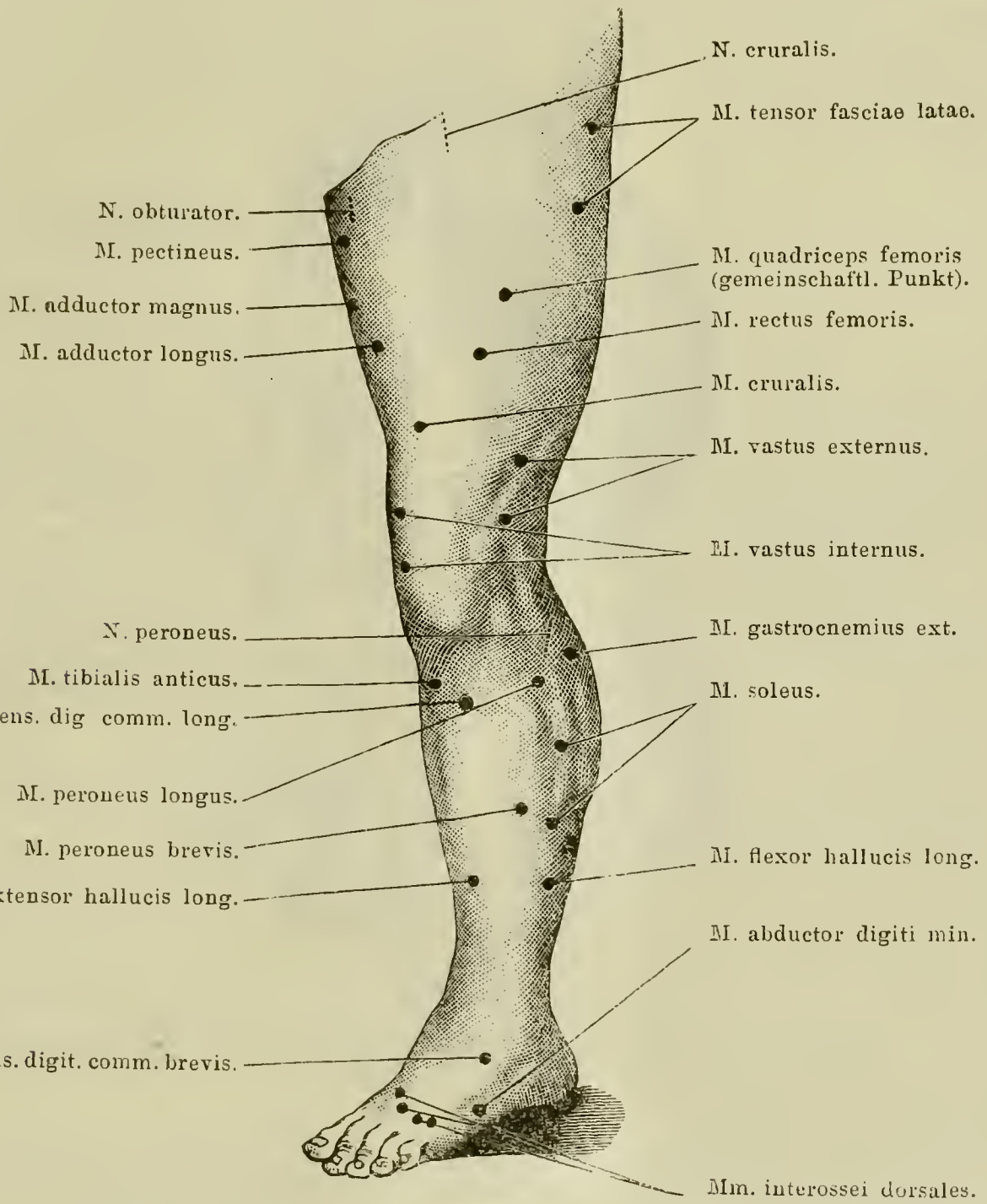


Motorische Punkte des N. ischiadicus und seiner Zweige: N. peroneus und tibialis (nach *Eichhorst*).

Zuckungsgesetz am lebenden Menschen.

Reizt man auf diese Weise einen Nerven im lebenden Menschen, so scheinen sich Abweichungen von dem Zuckungsgesetze, wie es am isolierten Froschnerven festgestellt ist (pag. 594), zu ergeben. Bei schwachen Strömen tritt zunächst dem Zuckungsgesetz entsprechend nur Kathodenschließungszuckung (abgekürzt KSZ, d. h. eine Zuckung bei Schließung des Stromes, wenn die differente Elektrode die Kathode ist) auf; bei stärkeren Strömen kommt dann, ebenfalls dem Zuckungsgesetz entsprechend, Anodenöffnungszuckung (AÖZ) hinzu. (Ströme von einer Stärke wie sie dem 3. Stadium des *Pflüger*schen Zuckungsgesetzes entsprechen würden, kommen hier überhaupt nicht vor.) Aber schon bei geringer Stromstärke kann, scheinbar abweichend von den Ergebnissen bei

Fig. 183.



Motorische Punkte der Nn. peroneus und tibialis auf der vorderen Fläche des Unterschenkels. (Peroneus links, Tibialis rechts) (nach *Eichhorst*).

Untersuchung des isolierten Nerven, auch eine Anodenschließungszuckung auftreten und bei noch stärkeren Strömen kommt endlich eine Kathodenöffnungszuckung hinzu; derartige Ströme bewirken meist aber schon bei Schließung des Stromes dauernde Contraction von der Kathode aus: Kathodenschließungstetanus (KST) (vgl. pag. 596). Bei der Reizung der Nerven im lebenden Menschen folgen also bei Zunahme der Stromstärke aufeinander: KSZ—ASZ, AÖZ—KST, KÖZ. Zur Erklärung der mit dem Zuckungsgesetz scheinbar nicht übereinstimmenden ASZ und KÖZ muß man die Verhältnisse der Stromverteilung im lebenden Körper, wie sie Fig. 179 darstellt, berücksichtigen. In der Gegend der den Strom zuleitenden Elektrode *a* treten die Stromfäden allerdings in den Nerven ein (reelle Anode), aber ober- und unterhalb dieser Stelle (bei *c*, *c*) treten sie zum Teil schon wieder aus dem Nerven aus und erzeugen hier in der Umgebung der Anode sog. virtuelle Kathoden. Ganz ebenso liegen in der Nähe der reellen Kathode virtuelle

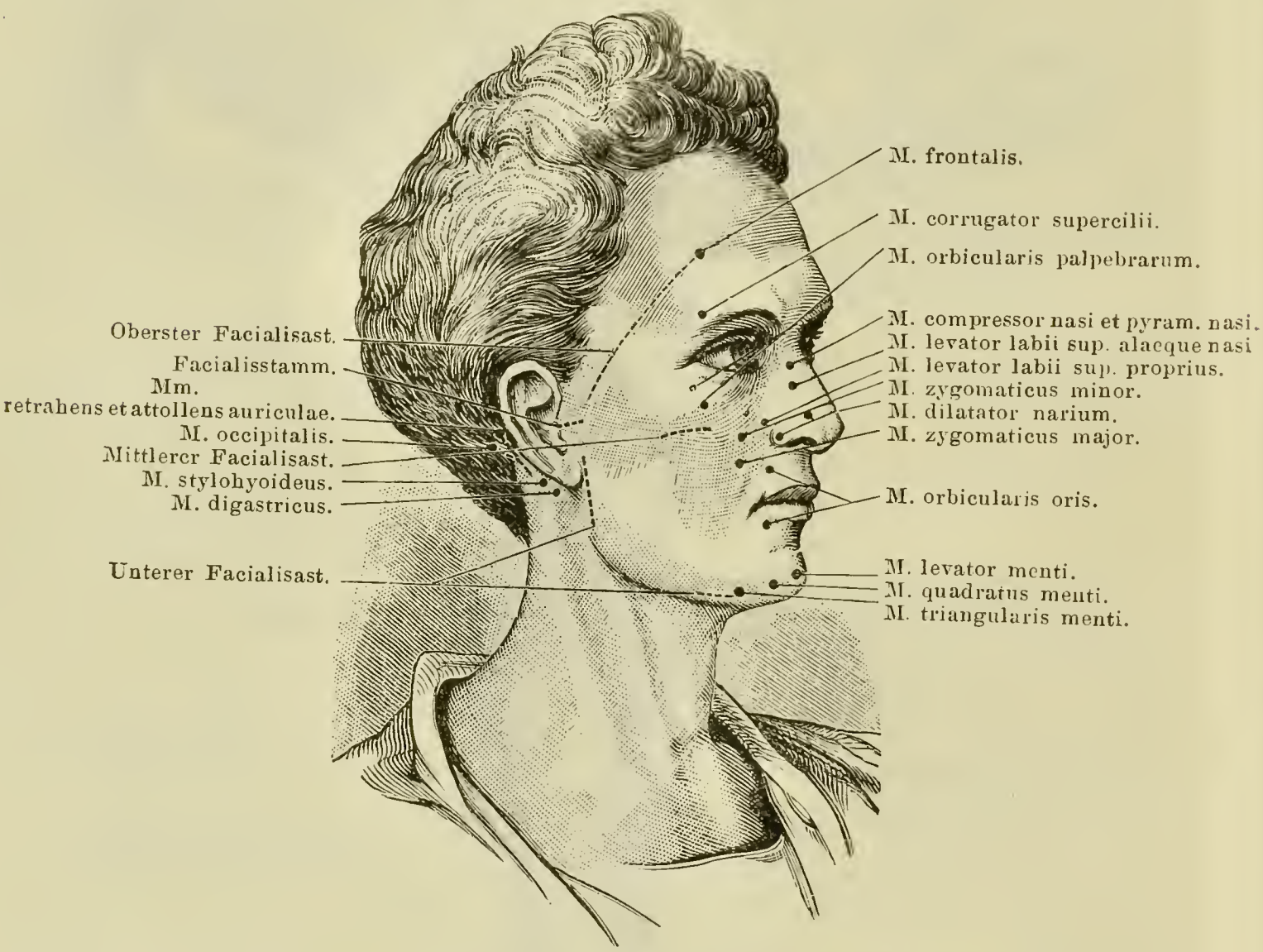
Reelle und virtuelle Anoden und Kathoden.

Anoden. Bei etwas stärkeren Strömen werden daher die neben der reellen Anode gelegenen virtuellen Kathoden bei Schluß des Stromes eine Erregung des Nerven bewirken und so eine (scheinbare) ASZ hervorrufen; entsprechend werden bei starken Strömen auch die in der Umgebung der reellen Kathode gelegenen virtuellen Anoden eine (scheinbare) KÖZ bewirken können.

Tripolare Reizung.

Man kann die Verhältnisse der Stromverteilung, wie sie bei elektrischer Reizung der Nerven des lebenden Menschen sich ergeben, am Nervmuskelpräparat des Frosches durch die sog. tripolare Reizung nachahmen: der eine Pol der Kette steht mit einer, der andere mit zwei unpolarisierbaren Elektroden in Verbindung; die beiden gleichnamigen Elektroden werden dem Nerven zu beiden Seiten und in gleichem Abstande von der anderen einzelnen Elektrode angelegt. In der Tat erhielt *Achelis*[120] bei dieser Art der Reizung auch

Fig. 184.



Motorische Punkte des Facialis und der von ihm versorgten Gesichtsmuskeln (nach *Eichhorst*).

am isolierten Nervmuskelpräparat des Frosches dieselben Resultate wie sie bei der elektrischen Reizung des Nerven im lebenden Menschen beobachtet werden.

Verfällt ein Nerv und die von ihm versorgten Muskeln in Degeneration, z. B. nach Zerstörung der motorischen Ganglienzellen in den Vorderhörnern des Rückenmarks (Poliomyelitis anter. acuta) oder nach Abtrennung des Nerven von seiner Ganglienzelle (vgl. pag. 566), so zeigen die gelähmten Nerven und Muskeln bei elektrischer Reizung

Entartungsreaktion.

ein von dem normalen abweichendes Verhalten: Entartungsreaktion. Die vollständig ausgebildete Entartungsreaktion setzt sich aus den folgenden Erscheinungen zusammen: 1. Verlust der faradischen und galvanischen Erregbarkeit des Nerven; Verlust der faradischen Erregbarkeit des Muskels, Erhaltensein oder sogar Steigerung der galvanischen Erregbarkeit des Muskels. 2. Die Muskelzuckung verläuft langsam, peristaltisch und lokal begrenzt im Gegensatz zu der blitzähnlich erfolgenden Zuckung normaler Muskeln: auch die Latenz ist verlängert. 3. Die ASZ tritt bei geringerer Stromstärke auf als die KSZ (sog. Umkehr der Zuckungsformel). Sind die faradische und galvanische Erregbarkeit des Nerven, und die faradische Erregbarkeit des Muskels nicht erloschen, sondern nur herabgesetzt, so spricht man von partieller Entartungsreaktion. Zur Erklärung der Entartungsreaktion vgl. *Achelis*[120], *Reiss*[121].

Partielle Entartungsreaktion.

Therapeutisch wird die Elektrizität angewandt: 1. bei Lähmungen der Nerven und Muskeln. Man beabsichtigt durch die künstlich gesetzten Erregungen die gelähmten Organe vor der Inaktivitätsatrophie zu schützen. Handelt es sich dabei um noch normal reagierende Muskeln (Störungen der Beweglichkeit bei Knochen- und Gelenkleiden, Knochenbrüche usw.), so kann der induzierte Strom als Reizmittel verwandt werden; besteht dagegen (bei Degeneration der Nerven) Entartungsreaktion, so kann natürlich nur noch der galvanische Strom in Betracht kommen. *Therapeutische Anwendung der Elektrizität.*

2. Bei Reizungszuständen, Krämpfen, Muskelzuckungen. Man beabsichtigt durch den Anelektrotonus die abnorm gesteigerte Erregbarkeit herabzusetzen, man verwendet daher den galvanischen Strom und setzt die Anode auf die erkrankten Teile.

3. Bei Hyperästhesien und Neuralgien. Man verwendet vorwiegend den galvanischen Strom, und zwar die Anode, um die Erregbarkeit zu vermindern.

4. Bei Anästhesien, besonders solchen hysterischer Art. Man verwendet induzierte Ströme als kräftiges Reizmittel, besonders wirksam, wenn die differente Elektrode die Form eines Pinsels oder einer Bürste hat. Bei Verwendung des galvanischen Stromes müßte man die Kathode als differente Elektrode verwenden, um durch Katelektrotonus zu wirken.

5. Bei Exsudaten, entzündlichen Verdickungen usw. Man beabsichtigt befördernd auf die Resorption einzuwirken.

Über die kataphorischen Wirkungen des galvanischen Stromes vgl. § 190.

257. Vergleichendes; — Historisches.

Zu den interessantesten Erscheinungen auf dem Gebiete der tierischen Elektrizität gehören die in etwa 50 Arten bekannten elektrischen Fische[122]: der Zitteraal, Gymnotus electricus, in den Flüssen der tropischen Zonen Südamerikas (Orinoko), bis 2,5 *m* lang; — die Zitterrochen, Torpedo marmorata, 30—70 *cm* lang; T. ocellata; Narcine, im Mittelmeer, und einige verwandte Geschlechter; — der Zitterwels, Malopterurus electricus im Nil: — endlich Mormyrus, der Nilhecht. Vermittelst eines besonderen „elektrischen Organs“ (*Redi* 1666) vermögen diese Tiere teils willkürlich, teils reflektorisch erregt, heftige elektrische Sehläge zu erteilen. Das elektrische Organ besteht aus verschiedenartig geformten, durch Bindegewebe abgegrenzten und mit einer sehr quellungsfähigen, schleimartigen Gallertsubstanz gefüllten „Kästchen“, zu deren einer Fläche die Nerven treten und sieh hier netzförmig verteilen. Aus den Netzen geht schließlich eine zellenhaltige, die telodendrische Endigung darstellende Platte hervor, welche die „elektrische Platte“ genannt wird (*Bilharz*[123], *Max Schultze*[124]). Durch Erregung der zutretenden „elektrischen Nerven“ findet die sehlagartige Entladung des Organs statt. *Die elektrischen Fische.* *Das elektrische Organ.* *Elektrische Platte und Nerv.*

Bei den Gymnoten — erstreekt sich das Organ beiderseits an der Wirbelsäule abwärts bis zum Schwanze unter der Haut und erhält von der vorderen Seite her mehrere Äste aus den Intercostalnerven. Außer dem größeren Organe lagert oberhalb der Analflosse noch jederseits ein kleineres. Die Platten stehen hier vertikal und die Richtung des elektrischen Stromes ist im Fisehe eine aufsteigende (im ableitenden Schließungsbogen also, ebenso natürlich im umgebenden Wasser, absteigend). *Der Zitteraal.*

Beim Zitterwels — umhüllt das elektrisehe Organ den Fischkörper mantelartig; es erhält nur eine Nervenfaser (pag. 554), deren Achsencylinder in der Nähe der Medulla oblongata aus einer riesigen Ganglienzelle entspringt (*Bilharz*[123], 1857), und zwar aus dendritischen Fortsätzen sich zusammenfügend (*Fritsch*[122]). Die Platten stehen auch hier vertikal und erhalten die Nerven von der hinteren Seite her; die Riehtung des Stromes beim Schlage ist im Fisehe absteigend (*Du Bois-Reymond*[122]). *Der Zitterwels.*

Bei den Zitterrochen — sitzt das Organ dicht unter der Haut seitlich vom Kopfe bis zu den Brustflossen reiehend. Es erhält mehrere Nerven, die aus einem besonderen Hirnteile, dem Lobus electrieus (zwischen Vierhügel und verlängertem Marke), entspringen. Die Platten, die mit dem Wachstume des Tieres an Zahl nicht zunehmen (*Babuchin*[125]), liegen horizontal. Die Nervenfäden treten zu ihnen von der Bauchseite her. Der Strom geht im Fische von der Bauchseite zur Rückenseite. Torpedo occidentalis der ostamerikanischen Küste, bis 1,5 *m* lang, streekt durch seine Entladung selbst einen kräftigen Mann zu Boden. *Die Zitterrochen.*

Außer diesen starkelektrischen gibt es noeh schwachelektrische Fische: Mormyrus, Raja, Gymnarchus; ihre Entladung ist ungleich schwächer, sie besitzen aber ein analog gebautes Organ (fälschlich „pseudoelektrisches“ genannt) (*Ballowitz*[126]). *Schwachelektrische Fische.*

Die elektrischen Organe sind als modifizierte Muskeln aufzufassen, bei denen histologisch die Nervenendigungen hoch entwiekelt, die contractile Substanz aber geschwunden ist und bei deren physiologischer Tätigkeit die chemische Spannkraft allein

Das elektrische Organ ein modifiziertes motorisches Organ.

in Elektrizität umgesetzt wird. Die elektrischen Organe sind entwicklungsgeschichtlich analog präformiert wie die Muskeln (*Babuchin*[125]); sie reagieren ebenfalls in der Ruhe neutral, tätig und abgestorben aber sauer (*Boll*[127], *Weyl*[128], *Röhmann*[129]); sie enthalten eine dem Myosin verwandte Albuminsubstanz (*Weyl*[128]); nach dem Tode bieten sie die Zeichen der Starre (§ 214); gereizte Organe zeigen eine Vermehrung der Phosphorsäure, die aus einer Zersetzung von Lecithin oder Nuclein hervorgegangen ist (§ 215, *II*, 1) (*Weyl*[128]).

Der Schlag dem Aktionsstrom des Muskels entsprechend.

Die willkürliche oder reflektorische Entladung des Organs setzt sich aus einer Reihe schnell auf einander folgender Schläge zusammen; die Entladung ist also, wie der Tetanus des Muskels, ein diskontinuierlicher Vorgang (*Marey*[130]). Es kommen aber auch isolierte Einzelentladungen vor, die also einer einfachen Muskelzuckung entsprechen würden (*Schönlein*[131]). Künstlich kann die Entladung des Organs durch mechanische, thermische, chemische, elektrische Reize ausgelöst werden, auch am isolierten Nervenorganpräparat nach Reizung des Nerven. Bisweilen tritt bei Reizung des Nerven mit dem konstanten Strom eine sehr gleichmäßige Reihe periodischer Entladungen auf. Die Latenz beträgt 0,003 bis 0,004 Sekunden, Dauer (0,006—0,008 Sekunden) und Verlauf des Schlages ist nach den äußeren Bedingungen (Art des Reizes, Temperatur) verschieden. Die elektromotorische Kraft wird beim Zitteraal auf mindestens 300 Volt veranschlagt, bei den anderen elektrischen Fischen ist sie geringer. Veratrin veranlaßt sehr gedehnte Entladungen (den Zuckungen der Veratrinmuskeln vergleichbar, pag. 494; *Garten*[132]); durch Strychnin wird das Organ in Tetanus versetzt, durch Curare gelähmt. — Ein Zitterrochen, ebenso auch das isolierte Organ kann hinter einander nur 1000—2000 Schläge hervorbringen, dann tritt Ermüdung ein. Die elektrischen Fische sind gegen ihre eigenen Entladungen, ebenso auch gegen starke Induktionsströme, welche man in das sie umgebende Wasser hineinleitet, sehr wenig empfindlich (*Du Bois-Reymond*[122]).

Historisches über Zitterfische.

Historisches. — Schon den Alten (*Aristoteles, Plinius* u. a.) war der Schlag („Narkosis") der Zitterfische des Mittelmeeres bekannt. *Richer* machte (1672) die ersten Mitteilungen über den Zitteraal. *Adanson* (1751) verglich den schon von *Jobson* (1620) gefühlten Schlag des Zitterwelses im Senegal mit dem der Leidener Flasche (*Kleist,* 1745). *Walsh* stellte zuerst am Torpedo (1772) sowie am Gymnotus (1776) die Ladung und den Schlag als „elektrische Erscheinungen" fest, er erzielte beim Gymnotus sogar elektrische Funken. *Spallanzani* (1783) und *Galvani* (1797) zeigten die Abhängigkeit der Wirkung von den Nerven der Organe. *Volta* (1805) verglich das Organ mit einer Säule, *Cavendish* (1776) konstruierte ein wirksames Modell des Organs, *J. Davy* (1832) zeigte die Ablenkung der Magnetnadel, die Magnetisierung von Eisen, die elektrolytische Zersetzung, die Wärmeentwicklung in einer Thermokette durch das tätige Orgen. *Al. v. Humboldt* beschreibt die Lebensweise und Wirkung der Gymnoten („Tembladores") Südamerikas, welche sogar Pferde durch ihren Schlag niederzustrecken vermögen.

Historisches über tierische Elektrizität.

Hausen (1743) und *De Sauvages* (1774) nahmen als wirksame Kraft in den Nerven die Elektrizität an. — Die eigentlichen Forschungen über die tierische Elektrizität beginnen — [nachdem als Vorläufer *Caldani* (1756) gesehen hatte, daß Froschmuskeln durch Elektrizität sich bewegten] — mit *Luigi Galvani* (1789—1792), welcher durch den Rückschlag auf Entladung der Elektrisiermaschine Zuckungen im Froschschenkel sah und ebenso, wenn der letztere in Kontakt mit zwei verschiedenen Metallen geriet. Er glaubte, daß den Nerven und Muskeln eine selbständige Elektrizitätsentwicklung zukomme. — *Alessandro Volta* hingegen leitete die Zuckung des zweiten Versuches her von einem elektrischen Strom, dessen Quelle außerhalb des Froschpräparates an der Berührungsstelle der heterogenen Metalle belegen sei. — Die „Zuckung ohne Metalle" *Galvanis* und *Aldinis* (1794) schien dieser Anschauung zunächst zu widersprechen. Dann zeigte letzterer, daß in den tierischen Teilen selbst zweifellos Elektrizitätsquellen liegen müßten. — *Pfaff* (1793) beobachtete zuerst den Einfluß der Stromesrichtung auf das Zucken des vom Nerven aus erregten Froschschenkels. — *Bunzen* stellte aus Froschmuskeln eine wirksame Säule zusammen. — In ein neues Stadium gelangte die Lehre durch die Erfindung des Multiplikators und durch *Du Bois-Reymonds* klassische Methodik seit 1843.

Literatur (§ 247—257).

1. Zusammenfassende Darstellung: *Du Bois-Reymond:* Untersuchungen über tierische Elektrizität. Berlin 1848. Gesammelte Abhandlungen zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysik. Leipzig 1875. *Biedermann:* Elektrophysiologie. Jena 1895. E. P. **I**, 2, 1902, 120. **II**, 2, 1903, 103. *Hermann:* Handb. d. Physiol. Leipzig 1879. **I**, 1. **II**, 1. *Garten* in Tigerstedts Handb. d. physiol. Methodik. Leipzig 1908. **II**, 3, 317. *J. Bernstein:* Elektrobiologie. Braunschweig 1912. — 2. *Hermann:* P. A. 5, 1872, 223. — 3. *v. Frey* u. *Windscheid:* Neurolog. Centralbl. **10**, 1891, 292. *Windscheid:* Zeitschr. f. Nervenheilk. **2**, 1891, 42. —

4. *Alt* u. *Schmidt:* P. A. **53**, 1893, 575. — 5. *Einthoren:* P. A. **130**, 1911, 287. *Samojloff:* A. P. 1910, 477. — 6. *Du Bois-Reymond:* A. A. P. 1867, 417 (Gesamm. Abhandl. **2**, 232). — 7. *Hermann:* P. A. **3**, 1870, 15. — 8. *Du Bois-Reymond:* A. A. P. 1863, 521 (Gesamm. Abhandl. **2**, 63). Monatsber. d. Berl. Akad. 1866, 387. (Ges. Abh. **2**, 183). — 9. *Roeber:* A. A. P. 1869, 440. — 10. *Steiner:* A. A. P. 1876, 382. — 11. *Engelmann:* P. A. **15**, 1877, 123. — 12. *Kühne* u. *Steiner:* Unters. aus d. phsyiol. Instit. d. Univers. Heidelberg. **3**, 149. — 13. *Biedermann:* Elektrophysiologie. Jena 1895, 641. — 14. *Mendelssohn:* A. P. 1885, 381. — 15. *Hellwig:* A. P. 1898, 239. — 16. *Weiss:* P. A. **108**, 1905, 416. — 17. *Kühne:* Unters. aus d. physiol. Instit. Heidelberg. **3**, 1879. — 18. *Hering:* S. W. A. **85**, 3. Abt., 1882, 237. — 19. *Du Bois-Reymond:* Untersuchungen (s. 1) **II**, 2, 12. — 20. *Engelmann:* P. A. **6**, 1872, 97. — 21. *Rosenthal:* A. A. P. 1865, 301. Fortschr. d. Physik 1870, 545. — 22. *Hermann:* P. A. **27**, 1882, 280. — 23. *Biedermann:* P. A. **54**, 1893, 255. — 24. *Bach* u. *Oehler:* P. A. **22**, 1880, 30. — 25. *Hermann* u. *von Gendre:* P. A. **35**, 1885, 34. — 26. *Du Bois-Reymond:* Untersuchungen (s. 1), **1**, 671. Ges. Abhandl. (s. 1), **2**, 319. — 27. *Hermann:* Handb. d. Physiologie. Leipzig 1879, **1**, 1, 235. — 28. *Hering:* Lotos. N. F. **9**, 1889, 35. — 29. *Biedermann:* S. W. A. **81**, 3. Abt., 1880. — 30. *Velichi:* A. P. 1900, 29. — 31. *Engelmann:* P. A. **15**, 1877, 116. — 32. *Hermann:* P. A. **15**, 1877, 191. — 33. *Garten:* P. A. **105**, 1904, 291. Vgl. *Bernstein* u. *Tschermak:* P. A. **103**, 1904, 67. *Bernstein:* P. A. **113**, 1906, 605. — 34. *Du Bois-Reymond:* Untersuchungen (s. 1), **II**, 1, 25. — 35. *Schenck:* P. A. **63**, 1896, 317. **70**, 1898, 121. — 36. *Hermann:* P. A. **16**, 1878, 191, 410. **24**, 1881, 294. — 37. *v. Helmholtz:* Monatsber. d. Berl. Akad. 1854, 329. — 38. *Piper:* P. A. **129**, 145. Elektrophysiol. menschl. Muskeln. Berlin 1912. — 39. *Bayliss* u. *Starling:* P. R. S. **50**. J. M. **9**, 1892, 256. — 40. *Gaskell:* Beitr. z. Physiol., C. Ludwig gewidmet 1887, 114. J. o. P. 8, 1887, 404. — 41. *Reid:* J. o. P. **17**, 1894, 433. — 42. *Asher* u. *Lüscher:* A. P. 1896, 353. — 43. *R. F. Fuchs:* P. A. **136**, 1911, 65. — 44. *Kölliker* u. *Müller:* W. V. **6**, 1856, 528. Monatsber. d. Berl. Akad. 1856, 135. — 45. *Kühne:* Z. B. **24**, 1888, 383. **26**, 1890, 203. — 46. *Biedermann:* S. W. A. **97**, 1888, 3. Abt. — 47. *Du Bois-Reymond:* Ann. d. Physik **58**, 1843, 1. — 48. *Hering* u. *Friedrich:* S. W. A. **72**, 1874, 430. — 49. *Hermann:* P. A. **16**, 1878, 259. — 50. *Du Bois-Reymond:* Untersuchungen (s. 1), **II**, 1, 425. — 51. *Hering:* S. W. A. **85**, 3. Abt., 1882, 237. — 52. *Grützner:* P. A. **17**, 1878, 215. **25**, 1881, 255. — 53. *Steinach:* P. A. **55**, 1894, 487. — 54. *S. Fuchs:* P. A. **59**, 1895, 468. — 55. *Kühne* u. *Steiner:* Unters. aus d. physiol. Instit. Heidelberg **3**, 1880, 149. — 56. *Boruttau:* P. A. **66**, 1897, 285. — 57. *Hering:* S. W. A. **89**, 3. Abt., 137. — 58. *Garten:* P. A. **136**, 1911, 545. — 59. *Hermann:* P. A. **18**, 1878, 584. **24**, 1881, 246. — 60. *Bernstein:* C. m. W. 1866, 597. Monatsber. d. Berl. Akad. 1867, 72 u. 440. P. A. **1**, 1868, 179. Untersuch. über d. Erregungsvorg. im Nerven- u. Muskelsysteme. Heidelberg 1871. — 61. *W. Trendelenburg:* E. P. **11**, 1911, 21. — 62. *Piper:* A. P. 1905, Suppl., 133. A. P. 1911. C. P. **24**, 1911, 1041. **25**, 1911, 759. — 63. *Kühne* u. *Steiner:* Unters. aus d. physiol. Instit. d. Univers. Heidelberg. **3**, 1880, 327. **4**, 1881, 64. — 64. *Roeber:* A. A. P. 1869, 633. — 65. *Hermann:* P. A. **17**, 1878, 291. — 66. *Orbeli:* Z. B. 1910, 329. — 67. *Hermann* u. *Luchsinger:* P. A. **17**, 1878, 310. **18**, 1878, 460. — 68. *Bohlen:* P. A. **57**, 1894. 97. C. P. **8**, 1894, 353. — 69. *Waller:* Arch. scienc. biol. de St. Pétersbourg. **11**, 1905, 222. — 70. *Bayliss* u. *Bradford:* J. M. **4**, 1887, 109 u. 117. J. o. P. 8, 1887, 86. **9**, 1888, 287. — 71. *Du Bois-Reymond:* Untersuchungen (s. 1), **II**, 1, 289. — 72. *Biedermann:* S. W. A. **97**, 3. Abt., 1888, 84. — 73. *Gildemeister* u. *Weiss:* P. A. **94**, 1903, 509. — 74. *Hermann:* Unters. z. Physiol. d. Muskeln u. Nerven. Berlin 1868. 3. Heft, 71. P. A. **33**, 1884, 135. — 75. *Matteucci:* C. r. **56**, 1863, 760. **65**, 1867, 151, 194, 884. **66**, 1868, 580. — 76. *Hermann:* P. A. **5**, 1872, 264. **6**, 1872, 312. **7**, 1873, 301. Handbuch d. Physiologie. Leipzig 1879, **2**, 1, 174. — 77. *Boruttau:* P. A. **58**, 1894, 29. **84**, 1901, 309. **90**, 1902, 233. Zusammenfassende Darstellung: Z. a. P. **1**, 1901. — 78. *Pflüger:* Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus. Berlin 1859. — 79. *Werigo:* P. A. **31**, 1883, 417. **84**, 1901, 547. — 80. *Bürker:* P. A. **91**, 1902, 373. — 81. *v. Gendre:* P. A. **34**, 1884, 422. — 82. *Waller:* J. o. P. **20**, 1896, XI. — 83. *Sewall:* J. o. P. **2**, 1879, 164. **3**, 1880, 175. — 84. *Piotrowski:* C. P. **6**, 1893, 781. — 85. *Eulenburg:* D. A. k. M. **3**, 1867, 117. — 86. *Erb:* D. A. k. M. **3**, 1867, 238, 513. — 87. *de Watteville:* Introduction à l'étude de l'Electrotonus des nerfs chez l'homme. Thèse inaug. 1883. — 88. *Zurhelle:* Unters. aus d. physiol. Laborator. z. Bonn. Berlin 1865, pag. 80. — 89. *Hällstén:* A. P. 1880, 112. — 90. *Pflüger:* Untersuchungen über d. Physiol. des Elektrotonus. Berlin 1859, 453. A. A. P. 1859, 133. Unters. aus d. physiol. Laborator. z. Bonn. Berlin 1865, 144. — 91. *v. Bezold:* Untersuch. über d. elektr. Erreg. d. Nerven u. Muskeln. Leipzig 1861. — 92. *Biedermann:* S. W. A. **83**, 3. Abt., 1881, 289. — 93. *Fick:* S. W. A. **46**, 2. Abt., 1862, 350. **47**, 2. Abt., 1862, 79. **48**, 2. Abt., 1863, 220. Unters. über elektr. Nervenerreg. Braunschweig 1864. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. z. Zürich. 1866, 48. — 94. *Mareš:* Ber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. 1891. — 95. *Tigerstedt:* Arbeit aus d. physiol. Labor. z. Stockholm. 3. Heft. — 96. *Rosenthal* u. *v. Bezold:* A. A. P. 1859, 131. — 97. *Cl. Bernard:* Leçons sur la physiol. du système nerveux.

1, 185. — 98. *Schiff:* Lehrbuch d. Muskel- u. Nervenphysiologie. 1858, 59. pag. 80. — 99. *Valentin:* Die Zuckungsgesetze d. lebenden Nerven u. Muskels 1863, pag. 24. — 100. *Rumpf:* Arch. f. Psychiatr. u. Nervenkrankh. 8, 1878, 567. — 101. *v. Bezold:* Unters. über d. elektr. Erreg. d. Nerven u. Muskeln. 1861. — 102. *Hering* u. *Biedermann:* S. W. A. **79**, 1879, 3. Abt. — 103. *Engelmann:* P. A. **3**, 1870, 263. — 104. *Biedermann* u. *Simchowitz:* P. A. **45**, 1889, 369. — 105. *Fürst:* P. A. **46**, 1890, 367. — 106. *Biedermann:* P. A. **46**, 1890, 398. — 107. *Biedermann:* S. W. A. **79. 80**, 3. Abt. — 108. *Hermann:* P. A. **45**, 1889, 593. — 109. *Rosenthal:* Monatsber. d. Berl. Akad. 1857, 639. Z. r. M. (3), **4**, 1858, 117. — 110. *Wundt:* A. p. H. 1858, 367. — 111. *Grützner:* P. A. **28**, 1882, 130. **32**, 1883, 357. — 112. *Tigerstedt:* Arbeit. aus d. physiol. Laborat. z. Stockholm. 2. Heft — 113. *Cremer:* Z. B. **50**, 1907, 355. — 114. *Engelmann:* P. A. **3**, 1870, 411. — 115. *Grünhagen:* P. A. **4**, 1871, 548. — 116. *Biedermann:* Elektrophysiologie, pag. 591 ff. — 117. *Hering:* S. W. A. **85**, 3. Abt., 1882, 237. — 118. *Grünhagen:* P. A. **34**, 1884, 301. — 119. *Werigo:* P. A. **36**, 1885, 519. — 120. *Achelis:* P. A. **106**, 1905, 329. — 121. *Reiss:* Die elektrische Entartungsreaktion. Berlin 1911. — 122. Zusammenfassende Darstellung: *Du Bois-Reymond:* Gesammelte Abhandlungen. Leipzig 1877, **2**, 601. *Fritsch:* Die elektrischen Fische. Leipzig 1887 u. 1890. *Biedermann:* Elektrophysiologie. Jena 1905. pag. 748. E. P. **2**, 2, 1903, 239. *Garten:* Über Bau und Funktion der elektrischen Organe. Vortrag auf der 84. Vers. Deutscher Naturf. u. Ärzte in Karlsruhe 1911. — 123. *Bilharz:* Das elektr. Organ d. Zitterwelses. Leipzig 1857. — 124. *M. Schultze:* A. A. P. 1858. 1862. Abhandl. d. naturf. Gesellsch. z. Halle. **4**, 1858. **5**, 1859. — 125. *Babuchin:* Med. Centralbl. 1870, Nr. 16, 17. 1872, Nr. 35. 1875, Nr. 9, 10, 11. 1882, Nr. 48. A. A. P. 1876. A. P. 1877, 250. 1882, 414. 1883, 239. — 126. *Ballowitz:* An. An. **13**, 1897. Anat. Hefte. 1. Abt., **23**, 1897. — 127. *Boll:* A. A. P. 1873. 1874, 1876. A. m. A. **10**, 1874. — 128. *Weyl:* A. P. 1883, 117. 1884, 316. Z. ph. Ch. **7**, 1883, 541. — 129. *Röhmann:* A. P. 1893, 423. — 130. *Marey:* C. r. **73**, 1872. 1877. 88, 1879. Physiologie expérim. 1877. — 131. *Schoenlein:* Z. B. **31**, 1895, 449. — 132. *Garten:* L. A. **25**, 1899.

Physiologie der peripheren Nerven.

258. Einteilung der Nerven nach ihrer Funktion.

Da den Nervenfasern die Fähigkeit zukommt, den Erregungsvorgang nach beiden Seiten hin fortzuleiten (§ 246), so ist die physiologische Tätigkeit derselben lediglich bedingt durch ihr Verhältnis zu ihrem peripheren Endorgan und zu ihrer centralen Verknüpfung. Durch diese anatomische Verbindung ist den einzelnen Nerven ein bestimmtes Gebiet eingeräumt, innerhalb dessen ihre Funktion unter normalen Verhältnissen im intakten Körper allein sich betätigen kann. Wird eine Nervenfaser künstlich in ihrem Verlaufe gereizt, so tritt daher dennoch derselbe Effekt ein, wie wenn die physiologische Erregung am natürlichen Erregungsorgan des Nerven stattgefunden hätte. Diese durch ihre anatomische Anordnung und Verbindung bedingte Tätigkeit der einzelnen Nerven nennt man ihre „spezifische Energie“. — Nach dieser teilt man die Nerven ein in: *Spezifische Energie.*

I. Centrifugalleitende Nerven.

a) **Motorische:** — Das Centrum bilden centrale oder peripherische Ganglienzellen, das Endorgan ein Muskel.

1. Die Bewegungsnerven der quergestreiften Muskeln.

2. Die Bewegungsnerven der glatten Muskelfasern, z. B. des Darmes (§ 107), — der Gefäßmuskulatur, vasomotorische Nerven.

Eine Sonderstellung nehmen die accelerierenden Nerven des Herzens ein, insofern sie nicht den Antrieb zur Bewegung auf die Herzmuskulatur übertragen, wie etwa der motorische Nerv eines quergestreiften Muskels, sondern auf die automatische Tätigkeit des Herzens modifizierend einwirken (vgl. § 46).

b) **Sekretorische:** — Das Centrum bilden centrale oder periphere Ganglienzellen, das Endorgan die Drüsenzelle.

Beispiele liefern die Sekretion des Speichels (§ 98), — des Magensaftes (§ 110), — des Pankreassaftes (§ 112), — die Schweißabsonderung (§ 188, II) u. a.

c) **Trophische:** — Sie sollen den normalen Stoffwechsel und das Wachstum der Gewebe beeinflussen; es ist jedoch zweifelhaft, ob derartige dirckte Einflüsse des Centralnervensystems auf die Gewebe tatsächlich bestehen.[1]

Trophische Einflüsse der Nerven.

Die Annahme trophischer Fasern in gewissen Nerven gründet sich meistens auf Beobachtungen, in denen nach Durchschneidung des betreffenden Nerven pathologische Erscheinungen, wie Entzündungen, Geschwüre, Gangrän usw., in dem innervierten Bezirk aufgetreten sind. Meist lassen sich jedoch die beobachteten Symptome ausreichend damit erklären, daß durch die Durchschneidung sensible, motorische, vasomotorische Nervenfasern gelähmt worden sind, so daß das innervierte Gebiet äußeren Schädlichkeiten schutzlos gegenüber steht; die Annahme besonderer trophischer Einflüsse ist dann zum mindesten nicht nötig. Vgl. über den Einfluß des Trigeminus auf das Auge, auf die Schleimhaut von Mund und Nase, auf das Gesicht § 263, — des Vagus auf die Lungen § 268.

H. Nasse[2] fand, daß nach Nervendurchschneidung die Knochen eine Abnahme der absoluten Menge aller einzelnen Bestandteile zeigten, dagegen eine Zunahme des Fettes. *Bethe*[3] beobachtete bei Hunden, denen nur die sensiblen Wurzeln der Nerven der Hinterbeine durchschnitten waren, eigentümliche Verdrehungen in den Gelenken und eine Neigung der Knochen zum Frakturieren (vgl. *Goldscheider*[4]). — Nach Durchschneidung des N. spermaticus fand man Entartung des Hodens (*Obolensky*[5]), — nach Ausrottung der Sekretionsnerven Entartung der Unterkieferdrüse (pag. 217), — nach Durchschneidung der betreffenden Nerven Ernährungshemmung des Kammes von Hühnervögeln (*Schiff*[6], *Legros*[7]), — nach Durchschneidung des 2. Halsnerven (Katze, Kaninchen) Ausfallen der Haare am Ohre und Geschwürsbildung (*Joseph*[8], *Köster*[9]) (dieselben Veränderungen sah *Köster* aber auch nach alleiniger Durchtrennung der hinteren Wurzel), nach einseitiger Hinterwurzeldurchschneidung bei Tauben langsameres Wachsen der Federn bei der Mauserung (*Trendelenburg*[10]). Über die Folgen der Durchschneidung des Halssympathicus vgl. § 272. Über die Degeneration des von seiner Ganglienzelle getrennten Nerven vgl. pag. 566, über die Atrophie der Muskeln nach Nervendurchschneidung pag. 566.

Bei Menschen — trifft man bei Reizungen oder Lähmungen der Nerven oder bei Entartung der grauen Substanz des Rückenmarkes nicht selten Veränderungen im Pigment der Haut, der Nägel und der Haare und Störungen ihres Wachstums, sowie Hautausschläge, z. B. Herpes zoster nach Entzündungen der Spinalganglien oder -nerven und Neigung zu Decubitus, ferner selten Affektionen und Entartungen der Gelenke (bei Diabetikern).

d) Hemmungsnerven, — die eine vorhandene Bewegung oder Absonderung unterdrücken oder vermindern.

Beispiele — sind der N. vagus als Hemmungsnerv der Herzbewegung (§ 46), — N. splanchnicus als Hemmungsnerv der Darmbewegungen (§ 107), — die Vasodilatatoren als Hemmungsnerven der glatten Gefäßmuskeln (§ 285).

II. Centripetalleitende Nerven.

a) Gefühlsnerven — (sensible N.), welche vermittelst besonderer Endapparate Gefühlserregungen aufnehmen und dem Centralorgane mitteilen.

b) Sinnesnerven — (sensuelle, sensorische N.) der Sinneswerkzeuge.

c) Reflektorische oder excitomotorische Nerven, — welche an der Peripherie erregt, den Reiz dem Centrum zuleiten, innerhalb dessen diese Erregung wieder auf die centrifugalleitenden Fasern (I. a, b, c, d) übertritt, so daß eine Tätigkeit dieser letzteren ausgelöst wird als Reflexbewegung (§ 275), — Reflexsekretion (Beispiele pag. 218, 248, 255), — oder Reflexhemmung (z. B. der Atmung § 281, des Herzens § 282, der Gefäßnerven § 285).

III. Intercentrale Nerven.

Diese verbinden nervöse Centra untereinander zur Mitteilung der Erregung, z. B. bei den ausgebreiteten Reflexen (§ 275), bei den koordinierten Bewegungen z. B. der Augen.

Die Gehirnnerven.

Alle motorischen Gehirnnerven entstehen aus ihren cerebralen Ursprungskernen als Achsencylinderfortsätze (Neuriten) der Ganglienzellen gerade so, wie die Fasern der vorderen Rückenmarkswurzeln aus den Ganglienzellen des Vorderhornes entspringen (§ 271). — Die sensiblen Gehirnnerven haben wie die Fasern der hinteren Rückenmarkswurzeln (§ 271) ihren Ursprung in den Zellen der peripheren Ganglienknoten der sensiblen Nerven. Jede dieser Ganglienzellen sendet einen Fortsatz aus, der sich sehr bald T-förmig in zwei Äste teilt; der eine Ast kommt von der mit Gefühl ausgestatteten Region her zur Ganglienzelle, der andere verläuft von der Ganglienzelle in das Centralorgan (Gehirn) hinein, um hier an dem sensiblen Endkerne zu enden (vgl. pag. 551).

259. I. Tractus und Bulbus olfactorius.

Anatomisches.

Tractus und Bulbus olfactorius stellen das Analogon eines besonderen Gehirnteiles dar, welcher bei verschiedenen Wirbeltieren mit scharf ausgeprägtem Geruchsvermögen gut entwickelt, beim Menschen dagegen stark zurückgebildet ist. Den eigentlichen Nerven bilden die Nn. olfactorii, welche von der Schleimhaut der Regio olfactoria durch die Löcher der Siebbeinplatte hindurch zum Bulbus verlaufen. Die Ursprungszellen der Nervenfasern der Nn. olfactorii sind die Riechzellen (Sinnesepithelzellen) der Regio olfactoria (analog den Zellen des Spinalganglions), die Achsencylinderfortsätze dieser Zellen verlaufen in der Bahn der Nn. olfactorii zum Bulbus olfactorius, wo ihre Endbäumchen innerhalb der kugelförmigen Glomeruli sich mit Dendriten von Ganglienzellen des Bulbus verflechten. Die Achsencylinderfortsätze dieser Ganglienzellen bilden die Fasern des Tractus olfactorius, sie verlaufen zum Gyrus fornicatus, hippocampi, uncinatus, cornu Ammonis (sensorielles Rindencentrum). Ein Teil der Fasern erfährt eine Kreuzung in der vorderen Kommissur.

Funktion.

Er ist der Riechnerv, — dessen physiologische Erregung durch die Riechstoffe erfolgt (siehe Geruchsinn). Angeborener Mangel oder Durchschneidung beider Nerven vernichtet das Geruchsvermögen. — Über den galvanischen Geruch vgl. Geruchsinn.

Pathologisches.

Pathologisches: — Als Hyperosmie bezeichnet man Fälle exzessiv gesteigerter abnormer Schärfe des Geruchsinnes (z. B. bei Hysterischen). — Rein subjektiv vorkommende Geruchsempfindungen (Geruchsphantasmen) (z. B. bei Geisteskranken) beruhen wahrscheinlich auf einer abnormen Erregung des Rindencentrums. — Bei manchen Personen erregt das Einnehmen des geruch- und geschmacklosen Antifebrins einen subjektiven Geruch, selbst wenn starker Schnupfen die Nase zum Riechen unfähig macht (*Hilbert*[11]). — Hyposmie und Anosmie (Verminderung oder Aufhebung der Geruchsempfindung) kommen vor als Folge von Katarrhen der benachbarten Höhlen, durch Einwirkung schädlicher Gase oder Flüssigkeiten, als Teilerscheinungen allgemeiner Intoxikationen oder Erkrankung des Riechnervenapparates und wegen Fehlens des Pigmentes in der Riechregion. Es gibt auch partielle Anosmie, d. h. Unvermögen, nur bestimmte Stoffe zu riechen. Strychnin steigert, Morphium schwächt mitunter die Geruchsempfindung. Cocain hebt die Geruchsempfindung auf, dieser Anosmie geht ein Stadium der Hyperosmie voraus und ein solches folgt ihr (*Reuter*[12]).

260. II. Tractus und Nervus opticus.

Anatomisches.

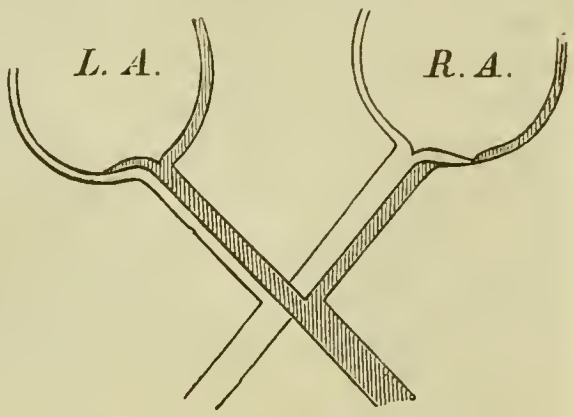
Die Ursprungszellen der Sehnervenfasern sind Ganglienzellen der Retina, welche ihren Achsencylinderfortsatz durch den Nervus opticus, das Chiasma (s. unten), Tractus opticus zum Gehirn senden. Hier enden die Fasern im Corpus geniculatum laterale (Hauptendigungsstätte), im Pulvinar des Thalamus opticus und im vorderen Vierhügel (primäre Opticuscentren). Von hier aus verläuft ein breiter

Faserzug (*Gratioletsche* Sehstrahlung) durch den hintersten Abschnitt des hinteren Schenkels der Capsula interna und unmittelbar nach außen vom Hinterhorn zu dem corticalen psychooptischen Centrum des Occipitallappens derselben Seite.

Semidecussatio.

Im Chiasma findet (in der Regel) eine halbe Kreuzung der Fasern statt (Fig. 185), so daß der linke Tractus Fasern in die beiden linken Netzhauthälften, der rechte in die beiden rechten Hälften sendet: es kreuzen sich also die Fasern aus den inneren (nasalen) Retinahälften, die aus den äußeren (temporalen) Retinahälften verlaufen ungekreuzt. Die zum makulären Gebiet der Netzhaut gehörigen Opticusfasern teilen sich wahrscheinlich am Chiasma und entsenden in jeden Tractus je einen Fortsatz, stehen also mit beiden Hirnhemisphären in Zusammenhang *(Ramón y Cajal*[13]*, Wilbrand* u. *Saenger*[14]*).*

Fig. 185.



Schema der Semidecussation der Sehnerven.

So erklärt es sich, daß beim Menschen die Zerstörung des einen Tractus sog. „gleichnamige (homonyme) Hemianopsie", d. h. Blindheit der beiden gleichnamigen Netzhauthälften erzeugt, also Zerstörung des linken Tractus z. B. Ausfall der linken Netzhauthälfte beider Augen (§ 291. II. 1). — In sehr seltenen Fällen fehlte beim Menschen die Kreuzung völlig (*G. H. Meyer*[15]).

Unter den Tieren haben partielle Kreuzung: Affe, Katze, Hund, — totale Kreuzung: Kaninchen, Maus, Meerschweinchen, Taube, Eule, Delphin. Bei den Knochenfischen laufen beide Sehnerven isoliert gekreuzt übereinander weg; bei den Cyclostomen fehlt jede Kreuzung.

Über die Entartungen nach Exstirpation eines Auges sowie nach Exstirpation der Sehsphäre vgl. § 291. II. 1.

Funktion.

Er ist der Sehnerv, — dessen physiologische Erregung durch die Einwirkung der Schwingungen des Lichtäthers auf die Stäbchen und Zapfen der Retina erfolgt (siehe Gesichtssinn). Jede anderweitige Reizung des Nerven, auch in seinem Verlaufe oder Centrum, erzeugt ebenfalls Lichtempfindung. Durchschneidung oder Entartung hat Blindheit zur Folge. — Reizung des Sehnerven bewirkt ferner reflektorisch Verengerung der Pupillen durch den Oculomotorius (s. unten), hochgradige auch Lidschluß (§ 280. 1) und Tränenfluß (§ 263. I. 2).

Im Opticus verlaufen auch eentrifugalleitende Fasern: nach *Engelmann*[16] und *Nahmacher*[17] bewirkt Reizung dieser Fasern Zusammenziehung der Zapfen der zugehörigen Retina: retinomotorische Fasern.

Seh- und Pupillenfasern.

Gudden[18] unterschied im Sehnerven zwei verschiedene Arten von Fasern: feine oder Sehfasern, — und grobe oder Pupillenfasern. Zerstörung der Sehfasern macht blind, — die der Pupillenfasern zieht starke Sehloch-Erweiterung nach sich. Die Seh- und Pupillenfasern verlaufen vom Auge aus bis in den Tractus opticus zusammen; kurz vor dem Corp. geniculatum later. erfolgt eine Trennung in der Art, daß die Sehfasern in der Hauptsache oder ausschließlich das Corp. geniculat. later. und das Pulvinar thalami optici passieren, während die Pupillenfasern in den vorderen Vierhügelarm eintreten und nach den Vierhügeln hinziehen *(Bach* u. *H. Meyer*[19]*).* Der Pupillarreflex kommt in den Vierhügeln zustande, durchläuft also nicht das psychooptische Centrum auf der Rinde des Hinterhauptlappens. So erklärt es sich, daß unter pathologischen Verhältnissen, je nach dem Sitze der Erkrankung, einerseits Erblindung mit erhaltener Irisreaktion, andrerseits Verlust der Irisbewegung bei erhaltener Sehkraft beobachtet wird.

Pathologisches.

Pathologisches: — Reizungen im Bereiche des ganzen nervösen Apparates können übermäßige Empfindlichkeit des Sehwerkzeuges (Hyperaesthesia optica), oder auch Gesichtsempfindungen verschiedener Art hervorrufen (Photopsien, Chromopsien), welche, falls die Reizung sich bis auf das psychooptische Centrum erstreckt, sich sogar bis zu Gesichtshalluzinationen steigern können. — Materielle Veränderungen und Entzündungen am Nervenapparat haben oft nervöse Sehschwäche (Amblyopie) oder gar Blindheit (Amaurose) zur Folge. Doch können beide Erkrankungen auch als Zeichen der Mitleidenschaft anderer Organe, als sogenannte „sympathische" auftreten. [Über Affektionen des corticalen Sehcentrums vgl. § 291. II. 1.]

261. III. Nervus oculomotorius.

Anatomisches.

Die Fasern des Oculomotorius entspringen als Achsencylinderfortsätze der Ganglienzellen des in der Verlängerung der Vorderhörner des Rückenmarkes am Boden des Aquaeductus Sylvii liegenden Oculomotorius-Kernes (Fig. 186. 3). Man kann an diesem Kerne mehrere Zellgruppen unterscheiden: — 1. Den aus vorwiegend großen Ganglienzellen bestehenden lateralen Hauptkern, welcher unterhalb des Aquaeductus Sylvii jederseits neben der Mittellinie sich hinzieht. — 2. Zwischen beiden liegt der unpaare kleinere, großzellige Medialkern und — 3. vor diesem noch ein paariger, kleinerer, kleinzelliger Medialkern. Die aus den hinteren Abschnitten des lateralen Kernes hervorgehenden Fasern kreuzen sich. Nach *Bernheimer*[20] kommen (bei Affen) aus den lateralen Hauptkernen die Nerven der äußeren Augenmuskeln, aus den medialen Kernen die der inneren, und zwar die Sphinkterfasern aus den kleinzelligen paarigen Medialkernen, die Fasern für die Ciliarmuskeln aus dem unpaaren großzelligen Medialkern.

Von dem psychomotorischen Centrum der willkürlichen Augenbewegungen (§ 291. I.), und wahrscheinlich auch aus der Sehsphäre (für die unwillkürliche Einstellung der Augen für direktes Sehen) gehen Fasern, welche sich in der Raphe der Haube teilweise kreuzen, zu dem Oculomotoriuskern hin, dessen Zellen sie mit Endbäumchen umfassen.

Funktion.

Er enthält: — 1. Die willkürlichen Bewegungsfasern für die äußeren Bulbusmuskeln (außer für die Mm. rectus lateralis und obliquus superior) und für den M. levator palpebrae superioris. [Die Koordinationsbewegung beider Bulbi ist jedoch vom Willen unabhängig.] — 2. Die durch reflektorische Erregung durch die Netzhaut tätigen Fasern für den M. sphincter pupillae (*Herbert Mayo* 1823). — 3. Die Fasern für den M. ciliaris (Akkommodationsmuskel). — Die Fasern 2 und 3 gehen hervor aus dem Aste für den M. obliquus inferior als Radix brevis des Ggl. ciliare (Fig. 188. 3) und verlaufen von diesem durch die Nn. ciliares breves in den Bulbus; *Hensen* u. *Völckers*[21], *Adamük*[22] sahen bei Reizung des Nerven das Auge sich verändern wie beim Nahesehen und die Pupille sich verengern.

Das Centrum für die reflektorische Erregung der Sphinkterfasern durch Lichtreiz liegt in den Vierhügeln, dem Aquaeductus Sylvii benachbart. (Vgl. § 293. IV und § 305.) — Die zugleich mit der Akkommodationsbewegung erfolgende Pupillenverkleinerung ist als Mitbewegung aufzufassen (§ 301, 305).

Anastomosen.

Beim Menschen anastomosiert der Nerv am Sinus cavernosus mit dem I. Trigeminusaste, wodurch er Muskelgefühlsfasern bekommt (*Adamük*[22]), — ferner mit dem Sympathicus durch das carotische Geflecht und (?) indirekt durch den Abducens, wodurch er Gefäßnerven erhält.

Atropin. Physostigmin.

Durch Atropin werden die Endigungen der Nn. ciliares breves im Sphincter pupillae und im Akkommodationsmuskel gelähmt, — durch Physostigmin und Muscarin gereizt [vgl. § 305].

Pupillenverengerung bei Reizung des Nerven läßt sich am schönsten am abgeschnittenen und eröffneten Vogelkopfe demonstrieren. Bei Erstickung, plötzlicher Hirnanämie (durch Ligatur der Kopfschlagadern oder durch Enthauptung), ebenso durch plötzliche venöse Stase wird, wie im Tode, die Pupille weit durch Lähmung des Oculomotorius.

Lähmungen. **Pathologisches:** — Die vollständige Lähmung des Oculomotorius hat zur Folge: — 1. Herabhängen des oberen Lides (Ptosis paralytica); — 2. Unbeweglichkeit des Augapfels; — 3. Schielen (Strabismus) nach außen und unten [und infolge hiervon Doppelsehen]; — 4. leichtes Hervortreten des Bulbus, weil der nach vorn ziehende Obliquus superior an den (nach hinten ziehenden) drei gelähmten Recti keine wirksamen Antagonisten mehr hat [bei Tieren, die einen M. retractor bulbi haben, ist die Erscheinung prägnanter]; — 5. mäßige Erweiterung der Pupille (Mydriasis paralytica); — 6. Unvermögen der Pupillenverengerung auf Lichtreiz; — 7. Unvermögen der Akkommodation des Auges für die Nähe. — Die Lähmung kann natürlich auch auf einzelne Teile beschränkt oder unvollkommen sein; Zerstörung des hinteren Abschnittes des Oculomotoriuskernes bewirkt allein Lähmung der äußeren Bulbusmuskeln (Ophthalmoplegia externa).

Reizungen. Reizung — des Levatorastes hat beim Menschen Lagophthalmus spasticus zur Folge, die der anderen Muskeläste einen entsprechenden Strabismus spasticus. Derartige Reizungen können auch reflektorisch, z. B. beim Zahnen und bei Durchfällen der Kinder zustande kommen. Klonische Krämpfe äußern sich bilateral als unwillkürliches Augenschwanken (Nystagmus). Tonischer Krampf des Sphincter pupillae wird als Myosis spastica, kloniseher als Hippus bezeichnet; auch wird Akkommodationskrampf beobachtet, mit welchem wegen fehlerhafter Abschätzung der Entfernungen nicht selten Makropsie verbunden ist.

262. IV. Nervus trochlearis.

Anatomisches. Die Fasern des Trochlearis entspringen als Achsencylinderfortsätze der Ganglienzellen des in der Verlängerung der Vorderhörner des Rückenmarks, am Boden des Aquaeductus Sylvii, dicht hinter dem lateralen Hauptkern des Oculomotorius liegenden Trochleariskernes, sie verlaufen horizontal nach rückwärts, treten hinter den hinteren Vierhügeln hervor und kreuzen sich vollständig im Velum medullare anterius. — Verbindungsfasern vom corticalen Bewegungseentrum der Augenmuskeln (§ 291. I) zum Trochleariskern sind wahrscheinlich.

Funktion. Er ist willkürlicher Bewegungsnerv des M. obliquus superior (seine koordinierte Innervation ist unwillkürlich).

Anastomosen. Seine Verbindungen mit dem Plexus caroticus sympathici und dem ersten Aste des Trigeminus haben dieselbe Bedeutnng wie die analogen des Oculomotorius.

Pathologisches. **Pathologisches:** — Die Lähmung des Trochlearis hat nur eine geringe Einbuße der Beweglichkeit des Bulbus nach außen und unten zur Folge; es besteht leichtes Ein- und Aufwärtsschielen mit Doppelsehen. — Krampf des Trochlearis hat Schielen nach außen und unten zur Folge.

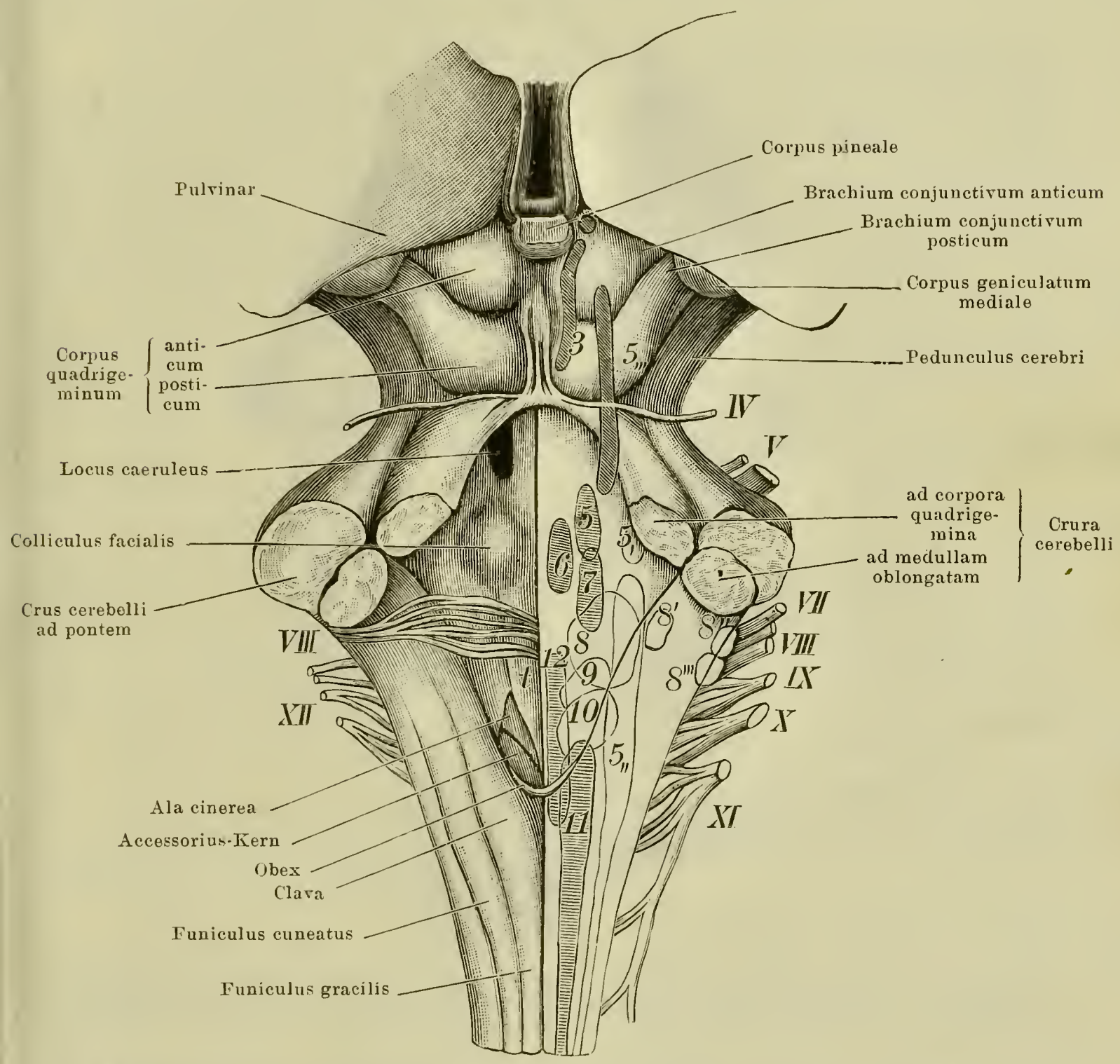
263. V. Nervus trigeminus.

Anatomisches. Der Trigeminus entspringt wie ein Spinalnerv mit zwei Wurzeln (Fig. 187): einer kleineren vorderen motorischen (Portio minor) und einer größeren hinteren sensiblen Wurzel (Portio major). Die Fasern der motorischen Wurzel entspringen — a) als Achsencylinderfortsätze der Ganglienzellen des motorischen Trigeminuskerns (Fig. 186. 5) am Boden der Rautengrube unweit der Mittellinie. Dazu gesellen sich Fasern, welche — b) von Ganglienzellen hoch oben in der Gegend der Vierhügel, seitlich vom Aquaeductus Sylvii entspringen (Fig. 186. $5_{,,}$): absteigende Trigeminuswurzel (Radix mesencephalica). Vom corticalen Bewegungscentrum des Großhirnes (unteres Drittel der vorderen Centralwindung) gehen Fasern der anderen Seite zu dem motorischen Trigeminuskern. — Die Fasern der sensiblen Wurzel entspringen aus den Ganglienzellen des Ganglion semilunare Gasseri (welches einem Spinalganglion analog ist): der peripher gerichtete Fortsatz verläuft als Nerv zur Peripherie, der central gerichtete tritt als Wurzelfaser (einer hinteren Wurzel eines Spinalnerven analog) in das Gehirn und verläuft hier — a) zum sensiblen Trigeminuskern, seitlich vom motorischen gelegen (Fig. 186. 5). — b) als spinale oder aufsteigende Trigeminuswurzel (Tractus spinalis N. trigemini) zu dem Nucleus tractus spinalis N. trigemini, einem langgestreckten Kerne, der sich, von den Fasern der spinalen Wurzel begleitet, bis in das Halsmark hinab erstreckt (Fig. 186. $5_{,,}$). Von den sensiblen Endkernen des Trigeminus aus verlaufen weiterhin die Bahnen zur Hirnrinde durch

die mediale Schleife. Auf diesen Wegen geben die Fasern Collateralen zu den motorischen Kernen aller aus der Medulla oblongata hervorkommenden Nerven mit Ausnahme des Abducens; hierdurch erklären sich die vom Trigeminus aus ausgelösten Reflexe. — Ein Teil der sensiblen Trigeminusfasern zieht direkt zum Kleinhirn (direkte sensorische Kleinhirnbahn).

Das Ganglion Gasseri erhält aus dem Plexus caroticus sympathische Fasern.

Fig. 186.



Medulla oblongata und Vierhügel vergrößert. — Die Zahlen *IV*—*XII* bezeichnen die austretenden Hirnnerven. — die Zahlen *3*—*12* geben die Lage der Kerne derselben an. — *t* Funiculus teres.

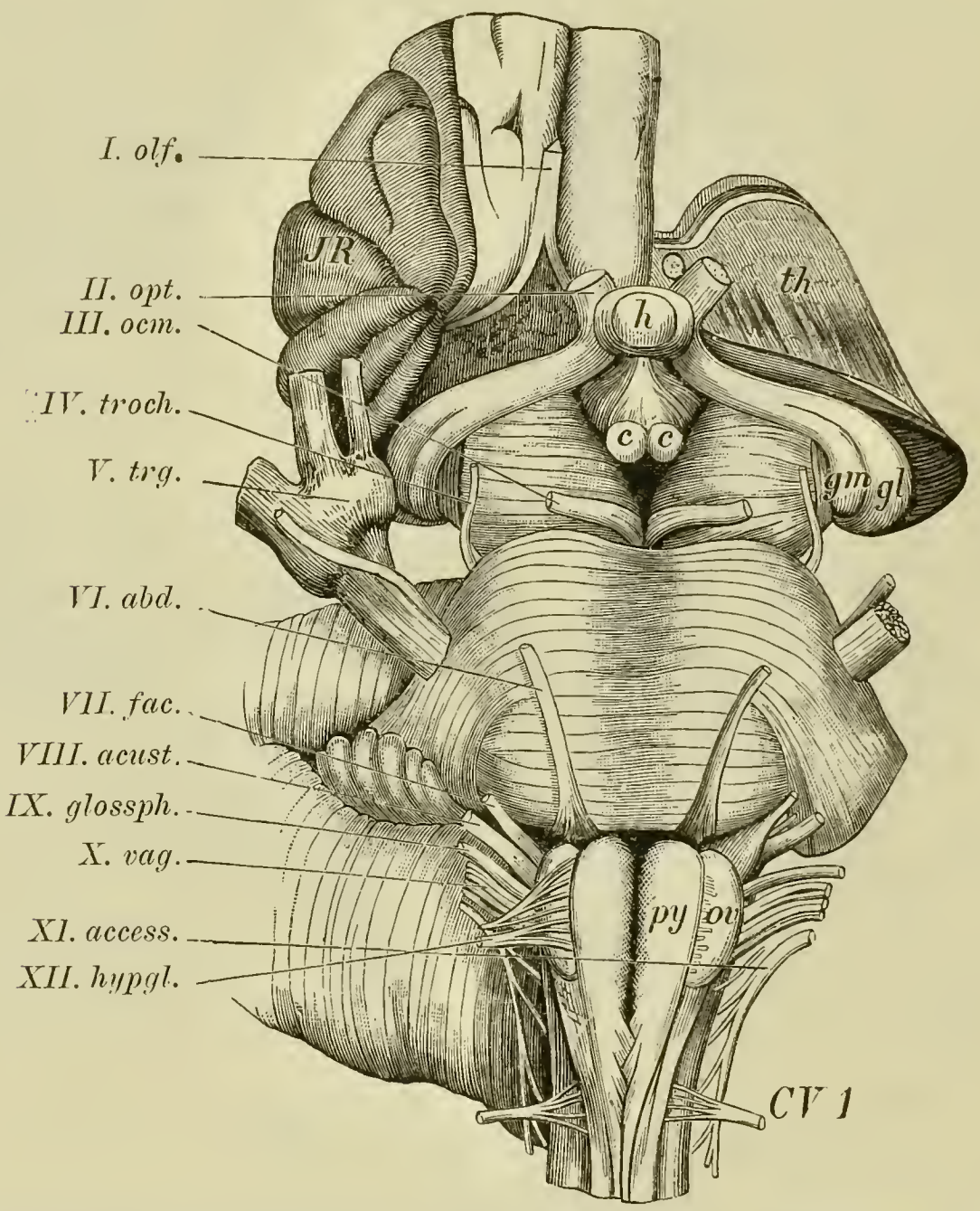
I. Ast: N. ophthalmicus — (Fig. 188 *d*) erhält sympathische Fasern (Gefäßnerven) aus dem Plexus cavernosus, dann verläuft er durch die Fissura orbitalis sup. in die Augenhöhle. Seine Zweige sind:

1. Der kleine N. tentorii (recurrens); er gibt Gefühlsäste zum Tentorium cerebelli. Zu ihm gesellen sich Fasern aus dem Plexus caroticus des Sympathicus als Gefäßnerven der harten Hirnhaut. *N. recurrens.*

2. Der N. lacrimalis gibt ab: — a) sensible Äste zur Conjunctiva, dem oberen Lide, zur angrenzenden Schläfenhaut (Fig. 188 *a*); — b) Sekretionsfasern zur Tränendrüse (vgl. § 263. II. 2 und § 265. 1.); *N. lacrimalis.*

dementsprechend erregt Reizung des Nerven die Sekretion, nach der Durchschneidung soll ein paralytischer Tränenfluß folgen (*Herzenstein*[23], *Wolferz*[24], *Demtschenko*[25]). Reflektorisch kann die Absonderung erregt werden durch starken Lichtreiz sowie Reizung des 1. und 2. Trigeminusastes. Das Reflexcentrum für die Tränenabsonderung liegt im Thalamus opticus (§ 293. II). Die im N. lacrimalis verlaufenden Sekretionsfasern der

Fig. 187.



Die Gehirnnerven *I—XII* nach *Schwalbe*. *JR* Insula *Reilii*. — *h* Hypophysis. — *th* Thalamus opticus. — *cc* Corpora candicantia. — *gm gl* Corpora geniculata mediale et laterale. — *py* Pyramide. — *ov* Olive. — *CV1* erster Halsnerv.

Tränendrüse stammen aber nicht aus dem Trigeminus, sondern aus dem Facialis (vgl. pag. 621).

N. frontalis. 3. Der N. frontalis *(f)* gibt in seinem Supratrochlearis sensible und die Tränensekretion reflektorisch anregende Fasern zum oberen Lid, zur Braue, zur Glabella, — in seinem Supraorbitalis *(b)* analoge Zweige zum oberen Lid, zur Stirnhaut und der angrenzenden Schläfenhaut bis zum Scheitel hinauf.

N. nasociliaris. 4. Der N. nasociliaris *(n c)* gibt in seinem Infratrochlearis analoge Fasern (wie 3) an die Conjunctiva, Caruncula und Saccus lacrimalis, das obere Lid, Braue, Nasenwurzel. — Sein Ethmoidalis versorgt die Nasenspitze und -Flügel außen und innen, ebenso den vorderen Teil des Septums und der unteren Muscheln mit Gefühlsfasern (die auch zum

Teil reflektorisch Tränenfluß erregen) und vielleicht auch mit vasomotorischen Ästen [welche der Anastomose mit dem Sympathicus entstammen dürften (?)]. Vom Nasociliaris kommen auch die lange Wurzel (Fig. 188, *l*) des Ggl. ciliare *(c)* und 1—3 Nn. ciliares longi.

Das Ggl. ciliare. *Wurzeln desselben.*

Das **Ggl. ciliare** (Fig. 188. *c*) hat drei Wurzeln: — a) die kurze vom Oculomotorius (3) (§ 261. 2, 3), — b) die lange *(l)* vom Nasociliaris — und c) die sympathische *(s)* (mitunter mit *b* vereint) vom Plexus caroticus (§ 272). —

Das Ganglion ciliare ist ein sympathisches Ganglion. Die Trigeminusfasern durchziehen das Ganglion ohne Unterbrechung, die Oculomotoriusfasern dagegen enden an den Ganglienzellen desselben, welche sie mit Endbäumchen umspinnen. Nach Durchschneidung des Oculomotorius findet eine Entartung seiner Fasern nur bis zum Ganglion ciliare hin statt, nicht weiter peripherwärts (*Apolant*[26]). Geringe Nicotindosen lähmen die Ganglienzellen des Ciliarganglions (wie überhaupt die sympathischen Ganglienzellen, vgl. § 272) [*Langley* und *Anderson*[27]], nach dem Tode sterben die Ganglienzellen des Ganglion ciliare schnell ab [*Langendorff*[28]]; Reizung des Oculomotorius ist daher unter diesen Umständen erfolglos, während die Ciliarnerven noch lange reizbar bleiben.

Die Ciliarnerven.

Aus dem Ganglion gehen 6—10 Nn. ciliares breves *(t)* hervor, welche zusammen mit den longi (aus dem N. nasociliaris) in der Nähe des Eintrittes des Opticus die Sclera durchbohren und zwischen ihr und der Chorioidea nach vorn verlaufen. Sie enthalten:

Motorische Fasern.

1. Die motorischen Fasern für den M. sphincter pupillae und M. ciliaris aus der Oculomotoriuswurzel (§ 261. 2. 3).

Sensible Fasern.

2. Sensible Fasern für die Cornea, welche sich zwischen den Epithelien mit feinsten Fäserchen verteilen, für die Conjunctiva bulbi, welche die Sclera durchbohren. Diese erregen auch reflektorisch Tränenfluß (N. lacrimalis) und Lidschluß (N. facialis). Sensible Fasern erhält auch die Iris (schmerzt bei Entzündungen und Operationen), die Chorioidea (schmerzhafte Spannung bei Anstrengung des M. ciliaris) und die Sclera.

Vasomotorische Fasern.

3. Vasomotorische Nerven für die Gefäße der Iris, Chorioidea und Retina.

Die vasomotorischen Fasern stammen aus der sympathischen Wurzel des Ganglions und aus der Verbindung des Sympathicus mit dem ersten Aste. Reizung des peripheren Sympathicusstumpfes am Halse bewirkt beim Kaninchen Contraction der Netzhautarterien, nicht dagegen bei der Katze und beim Affen (*Kahn*[29]).

Motorische Fasern für den Dilatator.

4. Motorische Fasern für den M. dilatator pupillae, welche größtenteils dem Sympathicus entstammen (*Petit,* 1727), und zwar der sympathischen Wurzel des Ganglions und der Anastomose des Sympathicus mit dem Trigeminus. Aber auch der erste Ast soll selbst pupillendilatierende Fasern enthalten, die aus der Medulla oblongata direkt in den ersten Ast gehen (*Balogh*[30]).

Nach Durchschneidung des Trigeminus verengt sich daher nach einer kurz voraufgehenden Erweiterung die Pupille (Kaninchen, Frosch), und nach Ausrottung des Ganglion cervicale supremum des Sympathicus ist die Erweiterungsfähigkeit der Pupille noch nicht völlig aufgehoben. Man kann jedoch auch die bei Kaninchen schon nach einer halben Stunde sich verlierende Verengerung auffassen als hervorgerufen durch eine reflektorische Erregung der Oculomotoriusfasern des Sphincter infolge der schmerzhaften Reizung bei der Durchschneidung des Trigeminus.

Ob Dilatatorzweige beim Menschen durch die sympathische Wurzel des Ganglion ciliare und weiterhin durch die Nn. ciliares breves treten, ist nicht sicher erwiesen: beim Hunde und bei der Katze wenigstens laufen diese Fasern nicht durch das Ganglion ciliare, sondern direkt am Opticus entlang zum Auge (*Hensen* u. *Völckers*[31]) sämtlich durch das Ganglion Gasseri, den 1. Ast und endlich durch die Nn. ciliaris longi ziehend. Über das

Centrum von 4. siehe § 280. 9. (Über die Erscheinungen bei Reizung und Lähmung des Halssympathicus vgl. § 272.)

Trophische Fasern.

5. Unentschieden ist noch, ob aus dem Trigeminus durch die Ciliarnerven auch trophische Fasern hervorgehen. Wird beim Tier der Trigeminus in der Schädelhöhle durchschnitten, so tritt nämlich im Verlaufe von 6—8 Tagen Entzündung (Keratitis neuroparalytica), Nekrose der Cornea und schließlicher Untergang des Bulbus auf *(Fodéra*, 1823, *Magendie)*. Auch beim Menschen wird bei Trigeminusanästhesien und bei schweren Reizzuständen dieses Nerven Entzündung der Conjunctiva, Verschwärung und Perforation der Cornea und Panophthalmie beobachtet.

Für die Erklärung der Erscheinung kommen folgende Momente in Betracht: 1. Die Durchschneidung des Trigeminus macht das ganze Auge gefühllos; das Tier fühlt also direkte Insulte nicht und weicht ihnen nicht aus. Auch anhaftender Staub und Schleim wird nicht mehr reflektorisch durch den Lidschlag weggeputzt; überhaupt steht wegen fehlenden Reflexes das Auge viel mehr offen und ist somit vielen Schädlichkeiten und der Vertrocknung preisgegeben; auch fehlt die reflektorische Tränenabsonderung. Als *Snellen*[32] (1857) vor das Auge den fühlenden Ohrlöffel des Kaninchens fixierte, durch dessen Gefühl es die Insulte vermied, trat die Entzündung des Auges viel später ein; — das Anbringen einer völlig sicheren Schutzkapsel vor das Auge hält sogar die Entzündung völlig auf (*Meissner*[33] u. *Büttner*[34]). So war es auch der Fall, als *Gudden*[35] die angefrischten Lidränder bei Kaninchen vernähte und zusammenwachsen ließ. Auch durch sorgsamste Reinhaltung der Cornea läßt sich diese intakt erhalten (*Gudden*[35]). Es kann somit keinem Zweifel unterliegen, daß der Verlust der Sensibilität des Auges den Eintritt der Entzündung begünstigt. — Weiterhin war man bestrebt, womöglich die trophischen Fasern auszusuchen und isoliert zu durchschneiden. Da nun in der Tat *Meissner*[33], *Büttner*[34] und *Schiff*[36] das Auge auch dann noch der Entzündung anheimfallen sahen, nachdem sie nur die innersten Fasern des Trigeminus durchschnitten, wonach das Auge das Gefühl behielt, so wäre hiermit allerdings die Existenz der trophischen Fasern bewiesen: aber *Cohnheim* u. *Senftleben*[37] bestreiten diese Angaben. Umgekehrt kann auch das Gefühl des Auges erloschen sein und der Bulbus entzündet sich dennoch nicht: *Ranvier*[38] umschneidet zirkelförmig die Hornhaut in den oberflächlichen Lagen, wodurch die Nerven, die sich alle hier befinden, durchschnitten werden. Es entsteht Gefühllosigkeit, aber angeblich niemals Keratitis. — Ferner sieht man bei Menschen und Tieren, bei denen Unvermögen des Lidschlusses besteht, zwar wohl Rötung mit Tränenfluß oder leichte Trockenheit und Trübung der Bulbusfläche eintreten (Xerosis), jedoch niemals jene verheerende Entzündung (*Samuel*[1]). — 2. Die Durchschneidung des N. trigeminus lähmt die Vasomotoren im Innern des Bulbus und setzt die Spannung des Bulbus herab; dadurch könnten Störungen in der normalen Blut- und Lymphbewegung und dadurch in der Ernährung des Auges bedingt werden. — 3. *Wilbrand* u. *Saenger*[39] führen in Übereinstimmung mit *Charcot*[40] (der die trophischen Störungen überhaupt auf Reizzustände, nicht Lähmung der betreffenden Nerven bezieht) die Erscheinung auf Reizzustände im Trigeminusgebiete zurück. So erklärt es sich vor allem, daß nach Exstirpation des Ganglion Gasseri das Auge völlig intakt bleiben kann (*Krause*[41], vgl. pag. 620).

II. Ast: N. maxillaris (Fig. 188 *c*). — Seine Zweige sind:

N. recurrens.

1. Der zarte N. meningeus (recurrens), sensibler Nerv der Dura mater im Gebiet der Art. meningea media. Er enthält auch die aus dem Gangl. cervicale suprem. kommenden Vasomotoren dieser Arterie.

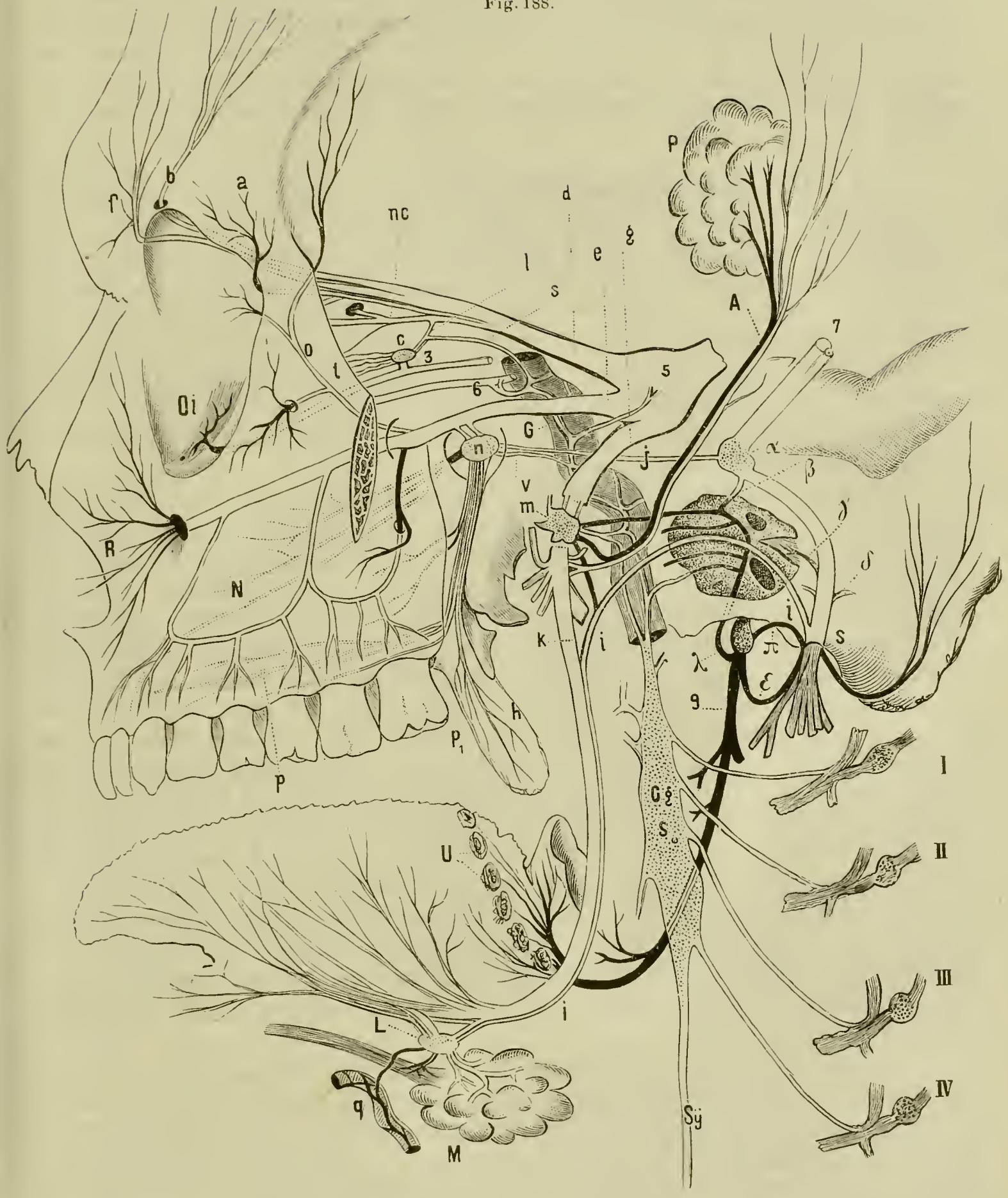
N. zygomaticus.

2. N. zygomaticus *(o)* versorgt mit seinen beiden Ramis: dem R. zygomatico-temporalis und zygomatico-facialis, den lateralen Augenwinkel und das anstoßende Hautgebiet von Schläfe und Wange mit sensiblen Fasern. Er ist durch eine Anastomose mit dem N. lacrimalis verbunden und führt diesem hierdurch die sekretorischen Fasern für die Tränendrüse (aus dem Facialis stammend) zu (vgl. pag. 621).

Nn. alveolares superiores.

3. N. alveolaris superior posterior et medius und mit ihnen der anterior aus dem N. infraorbitalis geben Gefühlsfasern an die Oberkieferzähne, das Zahnfleisch, das Periost und die Kieferhöhle. Die Vasomotoren aller dieser Teile gibt das obere Halsganglion des Sympathicus.

Fig. 188.



Halbschematische Zusammenstellung der Augennerven, der Verbindungen des Trigeminus und seiner Ganglien, ferner des Facialis und Glossopharyngeus. — *(3)* Ast zum M. obliquus oculi inferior *(Oi)* vom Oculomotorius mit der kurzen Wurzel zum Ggl. ciliare *(c)*; — *t* Nervi ciliares; — *l* lange Wurzel zum Ganglion aus dem Nasociliaris *(nc)*; *s* sympathische Wurzel aus dem die Carotis interna *(G)* umspinnenden Geflecht des Sympathicus *(Sy)*. — *d* erster Ast des Trigeminus *(5)* mit dem Nasociliaris *(nc)* und den Endzweigen des Lacrimalis *(a)*, Supraorbitalis *(b)* und Frontalis *(f)*. — *e* zweiter Ast des Trigeminus: — *R* Infraorbitalis. — *n* Ggl. sphenopalatinum mit den Wurzeln *j* vom Facialis und *v* vom Sympathicus; *N* die Nasenzweige, *pp* die Gaumenzweige des Ganglions. — *g* dritter Ast des Trigeminus; *k* Liugualis. *i i* Chorda tympani; *m* Ggl. oticum mit den Wurzeln vom Plexus tympanicus, dem carotischen Geflecht und vom 3. Ast, — und mit seinen Zweigen zum Auriculotemporalis *(A)* und zur Chorda *(i i)*, — *L* Ggl. submaxillare mit den Wurzeln vom Tympanico-lingualis und dem sympathischen Geflecht der Art. maxillaris externa *(q)*. — *(7)* N. facialis, *j* dessen N. petrosus superficialis major, *α* Ggl. geniculi. — *β* Ast zum Plexus tympanicus, — *γ* Ram. stapedius, — *δ* Anastomosen zum Ram. auricularis vagi. — *s* Foramen stylomastoideum, — *(9)* N. glossopharyngeus, — *λ* dessen Ramus tympanicus, — *π* und *ε* Verbindungen zum Facialis. — *U* Endigung der Geschmacksfasern des Glossopharyngeus in den Papillae circumvallatae. — *Sy* Sympathicus mit Gg. s. dem Ggl. cervicale supremum. — *I II III IV* die 4 obersten Halsnerven. — *P* Parotis. — *M* Glandula submaxillaris.

N. infraorbitalis.

4. N. infraorbitalis *(R)* führt nach dem Austritt aus dem Foramen infraorbitale dem unteren Lid, dem Nasenrücken und -Flügel und der Oberlippe bis gegen den Mundwinkel sensible Fasern zu. Die begleitenden Arterien erhalten die Vasomotoren vom Ggl. supremum cervicale sympathici. Über die (beim Schweine) im N. infraorbitalis liegenden Schweißfasern siehe pag. 426.

Das Ganglion sphenopalatinum:

Das **Ggl. sphenopalatinum** *(n)* — steht mit dem II. Aste in Verbindung; dasselbe enthält Zellen vom Bau der sympathischen Ganglien. Zu demselben gehen mit einem oder mehreren Fäden kurze

Wurzeln,

sensible Wurzelfasern aus dem II. Aste selbst, die als Nn. sphenopalatini bezeichnet werden; — motorische Fasern treten von hinten in das Ganglion durch den N. petrosus superficialis major vom Facialis *(j)* und endlich sympathische Fasern *(v)* vom Geflechte der Carotis (N. petrosus profundus). Die motorischen und sympathischen Fasern bilden den N. canalis pterygoidei (s. Vidianus), welcher durch den gleichnamigen Kanal zum Ganglion hinzieht.

Äste des Ganglions.

Die vom Ganglion ausgehenden Fasern sind: — 1. Die sensiblen Fasern *(N)* versorgen die Decke, Seitenwand und Scheidewand der inneren Nase (Nn. nasales posteriores superiores); der N. nasopalatinus geht mit seinen Endfäden durch den Canalis incisivus bis zum harten Gaumen hinter den Schneidezähnen. Die sensiblen Nn. nasales posteriores inferiores für die untere und mittlere Muschel und die beiden unteren Nasengänge kommen vom N. palatinus anterior des Ganglions, welcher im Canalis pterygopalatinus niedersteigt. Endlich gehen noch die sensiblen Äste des harten *(p)* und weichen *(p_1)* Gaumens und der Tonsille aus dem absteigenden N. palatinus posterior hervor. — Die gesamten sensiblen Fasern der Nase

Niesen.

(siehe auch den N. ethmoidalis) rufen gereizt reflektorisch Niesen hervor (vgl. § 83. 3; 280. 2). Dem Niesen geht stets das Gefühl des Kribbelns in der Nase vorauf. Dasselbe kann auch (außer direkter Reizung) dadurch entstehen, daß die Gefäße der Nase erweitert werden, wie z. B. bei Kälteerregung der äußeren Haut. Mit der Gefäßerweiterung geht dann weiterhin vermehrte Sekretion der Nasenschleimhaut einher. — Reizung der Nasennerven erregt auch (reflektorisch) Tränenfluß und endlich exspiratorischen Stillstand der Atembewegungen (vgl. Atmungscentrum, § 281).

2. Die motorischen Äste steigen durch den N. palatinus posterior im Canalis pterygopalatinus nieder und geben *(h)* dem M. levator veli palatini und M. (azygos) uvulae Bewegungsfasern (*Nuhn*[42], *Frühwald*[43]) (die Muskelgefühlsfasern gibt der Trigeminus). — 3. Im N. petrosus superficialis major verlaufen vom Facialis her die Sekretionsfasern für die Tränendrüse in das Ganglion; sie gehen von hier aus in den 2. Ast des Trigeminus und weiter in den N. zygomaticus und lacrimalis (vgl. pag. 621).

4. Über den etwaigen Verlauf von Geschmacksfasern durch das Ganglion vgl. pag. 621. — 5. Die Vasodilatatoren der Nase verlaufen mit den sensiblen des Ganglions, sie entstammen größtenteils der sympathischen Wurzel. Die Vasomotoren dieses ganzen Gebietes kommen von der sympathischen Wurzel, also aus dem Hals-Grenzstrange. Sympathische Fasern verlaufen auch zum M. orbitalis in der Augenhöhle (vgl. § 272). — 6. Die Trigeminuswurzel liefert die Sekretionsnerven der Schleimdrüschen der Nasenschleimhaut. Reizung bewirkt Absonderung, Resektion des Trigeminus vermindert sie bei gleichzeitiger atrophischer Entartung der Schleimhaut. Demgemäß sind dem Trigeminus auch trophische Funktionen für die Mucosa zugesprochen worden (*Aschenbrandt*[44]).

III. Ast: N. mandibularis *(g)*. — Er vereinigt alle motorischen Fäden des Trigeminus mit einer Anzahl sensibler zu einem Geflechte, aus welchem hervorgehen:

1. Der allein noch von der sensiblen Wurzel entspringende N. spinosus (recurrens), welcher durch das Foramen spinosum in den Schädel tritt und weiterhin mit dem gleichnamigen Nerven des zweiten Astes die Dura mit Gefühlsfäden ausstattet. Von ihm gehen auch Fädchen durch die Fissura petrososquamosa zur Schleimhaut der Warzenfortsatzzellen. *N. recurrens.*

2. Motorische Zweige (N. masticatorius) für die Kaumuskeln: N. massetericus, 2 Nn. temporales profundi, Nn. pterygoideus externus und internus. Die Muskelgefühlsfasern werden von den sensiblen Fasern abstammen. *Kaumuskelnerven.*

3. Der N. buccinatorius ist ein sensibler Nerv für die Wangenschleimhaut und den Mundwinkel bis in die Lippen hinein. *N. buccinatorius.*

Er enthält außerdem (wohl in letzter Instanz aus dem Sympathicus stammende) Vasomotoren für die Wangenschleimhaut, Unterlippe und die Schleimdrüschen derselben.

Da nach der Durchschneidung des Trigeminus diese Region der Schleimhaut geschwürig zerfällt, so hat man auch wohl dem Buccinatorius trophische Fasern zugesprochen. Allein *Rollett*[45] machte darauf aufmerksam, daß die Durchschneidung des dritten Astes die Kaumuskeln derselben Seite lähmt, infolgedessen die Zähne nicht senkrecht gegeneinander wirken, sondern gegen die Wange andrängen. Es kommt hinzu, daß wegen der Gefühllosigkeit im Munde Speisereste, oft nicht gehörig zerkleinert, an der Wange liegen bleiben und mechanisch, sowie, in Zersetzung übergegangen, auch chemisch die Schleimhaut reizen. Später treten wegen des abnormen Abschleifens der Zähne auch an der gesunden Seite Geschwürsbildungen auf. Es ist daher die Annahme trophischer Fasern nicht gerechtfertigt. [Vgl. pag. 620: keine trophischen Störungen beim Menschen nach Exstirpation des Ganglion Gasseri.]

4. Der N. auriculo-temporalis *(A)* gibt Gefühlszweige an die vordere Wand des äußeren Gehörganges, das Paukenfell, den vorderen Teil des Ohres, die angrenzende Schläfengegend und an das Kiefergelenk. (Über die in demselben verlaufenden Sekretionsfasern der Parotis siehe § 98.) *N. auriculotemporalis.*

5. Der N. lingualis *(k)* nimmt unter einem spitzen Winkel die aus der Paukenhöhle kommende Chorda tympani *(ii)*, einen Ast des N. facialis, in sich auf. Der Lingualis enthält keine Bewegungsfasern. Er ist der sensible und Tastnerv der Zunge, der vorderen Gaumenbögen, der Mandel und des Bodens der Mundhöhle. Diese sowie auch alle übrigen sensiblen Fasern der Mundhöhle rufen gereizt reflektorische Speichelsekretion hervor (vgl. pag. 218, 2). Außerdem enthält der Lingualis Geschmacksfasern für die Spitze und Ränder der Zunge (zu denen der N. glossopharyngeus nicht hinverläuft), denn nach Neurotomie des Lingualis beim Menschen erlischt das Tastgefühl der ganzen Zungenhälfte und das Geschmacksvermögen auf dem vorderen Zungenteil. Die Geschmacksfasern des Lingualis kommen jedoch in der Regel von der Chorda tympani her (über ihren weiteren Verlauf vgl. pag. 621). *N. lingualis.*

Der Lingualis enthält Vasodilatatoren für Zunge und Zahnfleisch aus der Chorda (*Piotrowski*[46]) (pag. 621).

Nach Trigeminusdurchschneidung beißen Tiere sich oft in die Zunge, deren Lage und Bewegung im Munde sie nicht fühlen können, hierdurch entstehen vielfach Verletzungen und Entzündungen.

6. Der N. alveolaris inferior ist Gefühlsnerv der Zähne und des Zahnfleisches; die Vasomotoren laufen durch das Ggl. cervicale sup. Bevor er in den Kieferkanal tritt, gibt er den N. mylohyoideus ab, welcher die motorischen Fasern für den M. mylohyoideus und den vorderen Bauch *N. alveolaris inferior.*

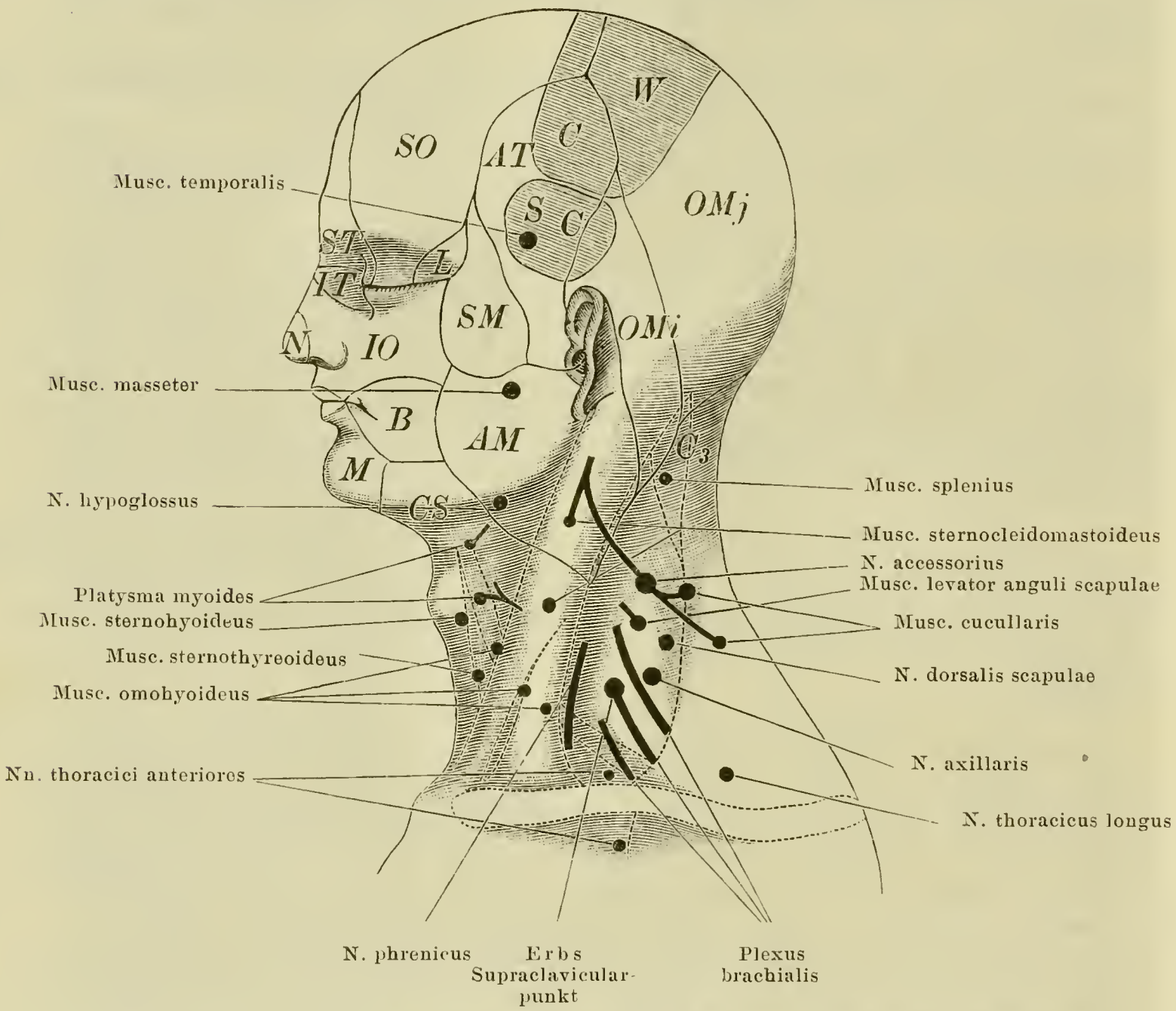
des Digastricus liefert, und ebenso einige Fäden an den M. mentalis und das Platysma; es werden zugleich die Muskelgefühlsfasern in diesen Fäden liegen. — Der aus dem Foramen mentale hervortretende N. mentalis ist nur Gefühlsast für Kinn, Unterlippe und Haut am Kieferrande.

Fig. 189 zeigt den Verbreitungsbezirk der Trigeminuszweige am Kopfe, sowie den der Halsnerven.

Das Ganglion oticum: Wurzeln.

Das **Ggl. oticum** — liegt unter dem Foramen ovale der inneren Seite des dritten Astes an. Als Wurzeln gehen in dasselbe hinein: —

Fig. 189.



Verbreitung der sensiblen Nerven am Kopfe, sowie die Lage der motorischen Punkte am Halse.

S O Verbreitungsbezirk des N. supraorbitalis. — *S T* N. supratrochlearis. — *I T* infratrochlearis. — *L* N. lacrimalis. — *N* N. ethmoidalis. — *I O* N. infraorbitalis. — *B* N. buccinatorius. — *S M* N. subcutaneus malae. — *A T* N. auriculotemporalis. — *A M* N. auricularis magnus. — *O Mj* N. occipitalis major. — *O Mi* N. occipitalis minor. — C_3 3. Cervicalnerv. — *C S* Hautzweige der Halsnerven. — *C W* Region der Centralwindungen des Großhirns. — *S C* Region des Sprachcentrums (3. Frontalwindung).

1. kurze motorische Fäden vom dritten Aste selbst, — 2. vasomotorische vom Geflechte der Art. meningea media (also durch das obere Halsganglion des Sympathicus verlaufend). — 3. Vom N. tympanicus des Glossopharyngeus, der in der Paukenhöhle den Plexus tympanicus (Fig. 188 λ) bildet, verläuft als Fortsetzung der N. petrosus superficialis minor aus der Paukenhöhle in die Schädelhöhle, hier an der Pyramide entlang nach vorn und aus der Schädelhöhle austretend in das Ggl. oticum *(m)*.

— Durch die Chorda tympani steht auch der N. facialis in konstanter Verbindung mit dem Ganglion (Fig. 188; *m*, *i*).

Äste des Ggl. oticum.

Ausgehen vom Ggl. oticum: — 1. (als Fortsetzung von 1). Die motorischen Zweige für den M. tensor tympani (*Politzer*[47]) und den M. tensor veli palatini. — 2. Ein oder mehrere Verbindungszweige des Ganglions zum N. auriculotemporalis führen die Wurzelfasern (2. und 3.) vom Sympathicus und Glossopharyngeus weiter, welche dieser Nerv (Fig. 188 *A*) bei seinem Durchtritt durch die Glandula Parotis *(P)* an die Drüse abgibt. Diese Äste sind die Sekretionsnerven der Parotis (vgl. § 98).

Durchschneidung des Trigeminus ruft entzündliche Veränderungen in der Schleimhaut der Paukenhöhle in allen möglichen Graden (bei Kaninchen) hervor (*Kirchner*[48]); [Läsionen des Sympathicus oder Glossopharyngeus sind unwirksam.]

Das Ganglion submaxillare.

Das **Ggl. submaxillare** — (Fig. 188. *L*) (s. linguale), dem konvexen Bogen des mit der Chorda tympani vereinigten N. lingualis und dem Ausführungsgang der Submaxillardrüse *(M)* anliegend, erhält als Wurzelfäden: 1. Zweige der Chorda tympani *(i i)*. Diese enthalten Sekretionsnerven (eines dünnflüssigen Speichels) für die Glandula submaxillaris und sublingualis und Vasodilatatoren (vgl. § 98. I); außerdem geben sie Zweige an die glatte Muskulatur des Ductus Whartonianus. — 2. Die sympathische Wurzel des Ganglions tritt aus dem Geflecht der Art. submentalis der Maxillaris externa *(q)* hervor (also vom carotischen Geflecht des Sympathicus); sie enthält Sekretionsnerven eines konzentrierten Speichels für die Glandula submaxillaris und sublingualis und Vasokonstriktoren (§ 98. II.) — 3. Sensible, aus dem Lingualis stammende Wurzelfäden geben teils den Drüsen und ihren Ausführungsgängen sensible Fäden, teils ziehen sie, vom Ganglion wieder in den Lingualis eintretend, peripherisch zur Zunge weiter.

Pathologisches: *Krampf in den Kaumuskeln.*

Der Krampf der Kaumuskeln, in der Regel bilateral, tritt entweder als klonischer (Zähneklappern) oder als tonischer Krampf (Trismus) auf. Die Krämpfe sind meist Teilerscheinungen ausgebreiteter Konvulsionen, selten sind sie isoliert als Zeichen cerebraler Herderkrankungen der Medulla oblongata, des Pons oder der Rinde im Gebiete des motorischen Trigeminuscentrums. Die Krämpfe können natürlich auch reflektorischer Natur sein, besonders durch Reizung sensibler Kopfnerven bedingt.

Lähmung der Kaumuskeln.

Entartungen des motorischen Kernes oder Affektionen der Wurzel im Schädel bringen Lähmungen der Kaumuskeln hervor, sehr selten doppelseitig.

Neuralgie des Trigeminus.

Die Neuralgie des Trigeminus, anfallsweise auftretende heftigste Schmerzen, beruht auf einer Reizung der sensiblen Trigeminusfasern. Meist einseitig, pflegt das Leiden gewöhnlich nur einzelne Äste, ja Zweige zu befallen. Ausstrahlungspunkte der Schmerzen sind oft die Knochenkanäle, aus denen die Zweige hervortreten. Selten wird das Ohr, die Dura mater und die Zunge befallen. Mitunter ist mit den Anfällen ein Zucken der entsprechenden Gruppen der Gesichtsmuskeln verbunden, welches entweder reflektorisch hervorgerufen ist oder bei peripherer Irritation direkt durch Reizung der mit Endfasern des Trigeminus vereinigten Facialisfasern entsteht. Die reflektorischen Zuckungen können in hohen Graden sogar sich ausbreiten auf die Arm- und Rumpfmuskulatur.

Begleitende vasomotorische Erscheinungen.

Als begleitende Erscheinung des Gesichtsschmerzes tritt ferner starke Röte des befallenen Gebietes hervor, dabei zuweilen vermehrte oder verminderte Absonderung der Conjunctiva, der Nasen- und Mundschleimhaut. Es handelt sich hierbei gewiß um reflektorische Erscheinungen (Sympathicus).

Trophische Störungen bei Trigeminusleiden.

Von hohem Interesse sind die trophischen Störungen, welche sich einstellen bei Trigeminusaffektionen. Hierher gehören das Spröde- und Struppigwerden der Haare, das Ergrauen und Ausfallen derselben, circumscripte Hautentzündungen und Bläschenausschlag im Gesicht (Herpes Zoster), auch auf der Hornhaut (neuralgischer Herpes corneae). Endlich ist zu erwähnen die fortschreitende Gesichtsatrophie, die fast stets einseitig auftritt, aber auch doppelseitig gesehen ist (vgl. *Samuel*[49]). Sie ist sehr wahrscheinlich durch ein Leiden der trophischen Tätigkeit des Trigeminus bedingt, doch kann auch reflektorisch die vasomotorische Tätigkeit des Sympathicus in Mitleidenschaft gezogen sein. Das Gegenstück dazu ist die sehr seltene halbseitige Gesichtshyper-

trophie, die sich den analogen Erscheinungen des sogenannten partiellen Riesenwuchses (Akromegalie) anschließt.

Exstirpation des Ggl. Gasseri beim Menschen.

Nach Exstirpation des Ggl. Gasseri samt dessen Wurzeln beim Menschen (*F. Krause*[41]) war das ganze Gebiet des Trigeminus völlig und unheilbar gefühllos. Alle Teile blieben zwar trophisch intakt, allein das gefühllose Auge war entzündungserregenden Einflüssen gegenüber weniger widerstandsfähig. Die Tränenabsonderung war teils vermindert, teils aufgehoben (vielleicht bedingt durch unbeabsichtigte Verletzung des in der Nähe des Ganglion Gasseri verlaufenden N. petrosus superficialis major, welcher die Sekretionsfasern für die Tränendrüse führt, vgl. pag. 621 [*Klapp*[50], *Landolt*[51]]). An der Wangenhaut und der Augenbraue zeigte sich sehr geringe Ernährungsabweichung. Unmittelbar nach der Operation bot die Haut Zeichen abweichender Blutfülle dar (später Hitzegefühl an Stirn und Auge). Die Geschmacksempfindung hatte im Bereiche des N. lingualis gelitten, — ebenso der Geruch in der betreffenden Nasenhöhle. Die Kaumuskeln waren gelähmt, — die Gesichtsmuskeln wegen des fehlenden Muskelgefühls in der Feinheit ihrer Bewegungen beeinträchtigt (§ 271). [Im Laufe der Zeit wird das gefühllose Gebiet kleiner, da benachbarte Nerven Zweige hineinwachsen lassen.]

264. VI. Nervus abducens.

Anatomisches.

Die Fasern des Abducens entspringen als Achsencylinderfortsätze der Ganglienzellen des in der Verlängerung der Vorderhörner des Rückenmarks liegenden Abducenskernes. Der Kern liegt unter dem Colliculus facialis der Rautengrube (Fig. 186) und in dem Knie der Facialiswurzel (§ 265). Der Abducenskern steht durch Fasern mit dem „hinteren Längsbündel“ (Fasciculus longitudinalis medialis, vgl. pag. 624) und durch dieses mit dem gleichseitigen Oculomotoriuskern in Verbindung, aus welchem gekreuzte Fasern für den anderseitigen Rectus medialis entspringen: dadurch erklärt sich die kombinierte Seitwärtsbewegung der Augen. — Physiologisch gefordert werden Verbindungsfäden des Ursprungskernes mit dem kontralateralen corticalen Großhirncentrum der Augenbewegungen (§ 291. I).

Funktion.

Er ist willkürlicher Nerv des M. rectus lateralis (bei der koordinierten Bewegung der Augen wird er jedoch unwillkürlich erregt).

Anastomosen.

Ansehnliche Zweige treten vom Sympathicus im Sinus cavernosus zu ihm (Fig. 188. 6), — geringere vom Trigeminus, deren Bedeutung wie die der analogen am Trochlearis und Oculomotorius ist (pag. 609).

Pathologisches.

Pathologisches: — Vollständige Lähmung bewirkt Schielen nach innen und infolge davon Doppelsehen. — Bei Hunden hat die Durchschneidung des Halssympathicus eine geringe Wendung des Bulbus nach innen zur Folge. Es ist dies daraus zu erklären, daß der Abducens einige motorische Muskelnerven vom Sympathicus cervicalis beziehen soll. — Krampf des Abducens bewirkt Außenschielen.

265. VII. Nervus facialis.

Anatomisches.

Die Fasern des Facialis entspringen als Achsencylinderfortsätze der Ganglienzellen des Facialiskerns (im ventralsten Teil der Haube nach innen von der aufsteigenden Trigeminuswurzel). Die Fasern umgreifen schlingenförmig (Knie der Facialiswurzel) den Abducenskern. Vom Facialiscentrum der Hirnrinde (§ 291. I) verlaufen die Rindenfasern zum Kern, jedoch so, daß die Bahnen für den Stirnteil des Facialis aus einem dorsaler gelegenen Rindengebiete stammen als die Bahnen für die unteren Facialisäste. [So erklärt es sich, daß bei den vom Großhirn ausgehenden Facialislähmungen meistens der Stirnteil des Facialis ungelähmt bleibt.]

Am hinteren Ponsrande tritt der Facialis hervor, medial vom Acusticus: zwischen beiden der dünne N. intermedius, dessen Fasern zum größten Teil in den Facialis übergehen. Der N. intermedius enthält wesentlich die Fasern, welche weiterhin in der Chorda tympani den Facialis verlassen und zum Lingualis verlaufen. Es sind centrifugale und centripetale Fasern. Die centrifugalen Fasern (Sekretionsfasern und Vasodilatatoren für Submaxillaris und Sublingualis) entspringen gleichseitig und gekreuzt als Achsencylinderfortsätze der Ganglienzellen des Nucleus salivatorius, der dorsal von den Facialiskernen an der Grenze von Medulla oblongata und Brücke gelegen ist. (Eine caudale Fortsetzung dieses Kerns gibt die Sekretionsfasern der Parotis in den Glossopharyngeus) [*Kohnstamm*[52], *Yagita*[53]]. — Die centripetalen Fasern der Chorda (Ge-

schmacks- und Gefühlsfasern für Rand und Spitze der Zunge) haben ihre Ursprungszellen im Ganglion geniculi des Facialis: der periphere Fortsatz dieser Ganglienzellen verläuft zur Zunge, über den Verlauf des centralen Fortsatzes in das Gehirn vgl. unten.

Die Äste des Facialis (vgl. Fig. 188, pag. 615) sind:

N. petrosus superficialis major.

1. Der N. petrosus superficialis major *(j)*. Er tritt vom Knie durch den Hiatus aus dem Canalis facialis in die Schädelhöhle, läuft auf der vorderen Felsenbeinfläche abwärts, dann zur Schädelhöhle heraus und durch den Canalis pterygoideus (Vidianus) zum Ggl. sphenopalatinum (s. pag. 616): er führt die motorischen Fasern für den M. levator veli palatini und den M. (azygos) uvulae und die sekretorischen Fasern für die Tränendrüse. Die letzteren Fasern gelangen vom Ganglion sphenopalatinum in den 2. Ast des Trigeminus und weiter zum N. zygomaticus und durch dessen Anastomose in den N. lacrimalis (*Landolt*[51]). Möglich ist es auch, daß der Nerv vom zweiten Aste des Trigeminus dem Facialis sensible Fasern zuträgt.

Verbindung zum Ggl. oticum.

2. Verbindungsfäden vom Knie zum Ggl. oticum (β) (vgl. unten).

N. stapedius.

3. Der motorische Ast zum M. stapedius (γ).

4. Eine Verbindung des Facialis mit dem N. auricularis Vagi (δ), der hier die Bahn des Facialis im Canaliculus mastoideus kreuzt (§ 268. 2): hierdurch können dem Facialis sensible Fasern zugeführt werden.

Chorda tympani.

5. Die Chorda tympani *(i i)* entsteht vor dem Austritt des Facialis aus dem Foramen stylomastoideum *(s)*, läuft durch die Paukenhöhle, tritt durch die Fissura petrotympanica (Glaseri) nach außen zur Schädelbasis und senkt sich unter einem spitzen Winkel in den N. lingualis (s. pag. 617, 5).

Vor dieser Vereinigung findet zwischen ihr und dem Ggl. oticum *(m)* ein Faseraustausch statt. Sowohl diese als auch die Verbindung der Chorda mit dem Lingualis kann der Chorda und weiterhin dem Facialis Gefühlsfasern zuführen.

Die Chorda tympani führt die Fasern weiter, welche durch den N. intermedius in den Facialis gekommen sind. Der Funktion nach sind es — 1. centrifugale Fasern, nämlich a) Sekretionsfasern für Submaxillaris und Sublingualis, b) Vasodilatatoren für diese beiden Drüsen und die vorderen zwei Drittel der Zunge (vgl. § 98). (Über den Ursprung aus dem Nucleus salivatorius s. oben pag. 620.) — 2. centripetale Fasern, nämlich Geschmacks- und Gefühlsfasern für Rand und Spitze der Zunge, welche mit dem Lingualis zur Zunge verlauten.

Reizung der Chorda (auch bei Menschen mit zerstörtem Trommelfell möglich) bewirkt: 1. Sekretion eines dünnflüssigen Speichels unter Erweiterung der Blutgefäße (vgl. § 98), 2. ein stechend prickelndes Gefühl im vorderen Seitenteile und in der Spitze der Zunge (*Blau*[54], *Köster*[55]), sowie Geschmaeksempfindungen (*Urbantschitsch*[56]). Nach Durchschneidung der Chorda ist beim Menschen die Sensibilität für taktile und thermische Reize sowie die Geschmacksempfindung auf eben demselben Gebiete aufgehoben.

Verlauf der Geschmacksfasern.

Über den Verlauf der Geschmacksfasern aus dem vorderen Teile der Zunge gehen die Anschauungen der Forscher noch weit auseinander. Vielleicht bestehen hier auch individuelle Verschiedenheiten im Verlaufe der Bahnen. Nach *Schiff*[57] soll ein kleinerer Teil der Geschmacksfasern von der vorderen Zunge sogleich im N. lingualis nach oben und durch den Trigeminus ins Gehirn treten. Der größere Teil der Geschmacksfasern (oder alle) von der vorderen Zunge verläuft jedoch zunächst bestimmt in der Chorda und im Facialis bis zum Ganglion geniculi. Von hier aus sollen nun die Fasern verlaufen 1. durch den N. petrosus superficialis major — Ganglion sphenopalatinum — zweiten Ast des Trigeminus (*Erb*[58], *Bernhardt*[59]), oder durch die Verbindung des Ganglion geniculi mit dem N. petrosus superficialis minor in diesen — Ganglion oticum — dritten Ast des Trigeminus (*Ziehl*[60], *A. Schmidt*[61], *Blüher*[62], *Krause*[41]), also schließlich durch das Ganglion Gasseri und die Trigeminuswurzeln ins Gehirn. Für diese Auffassung

sprechen Beobachtungen, in denen nach Durchschneidung des Trigeminus, Exstirpation des Ganglion Gasseri (vgl. pag. 620) der Geschmack im vorderen Teil der Zunge beeinträchtigt war. — 2. Weiter in der Bahn des Facialis und durch den N. intermedius zum sensiblen [Vago-]Glossopharyngeuskern (*Inzani* u. *Lussana*[63]). [Dieser Annahme widerspricht die Tatsache, daß bei basalen Facialislähmungen der Geschmack stets normal ist (*Köster*[55])]. — 3. Durch die Verbindung des Facialis mit dem N. petrosus superficialis minor in diesen und durch den N. tympanicus zum N. glossopharyngeus.

Pseudomotorische Wirkung.

Ein bis drei Wochen nach Durchschneidung des N. hypoglossus ruft Reizung der Chorda Bewegungen in der gelähmten Zunge hervor (*Philippeaux* u. *Vulpian*[64], *R. Heidenhain*[65]). Diese Bewegung ist im Vergleich mit der Hypoglossusreaktion wenig energisch und verläuft träge. Es handelt sich hierbei im wesentlichen um vermehrte Blutdurchströmung infolge der Reizung der in der Chorda verlaufenden Vasodilatatoren (s. oben), verbunden mit gesteigerter Lymphabsonderung, wodurch sogar die betreffende Zungenhälfte ödematös wird; vgl. § 217. I. 2. (*Ostroumoff*[66], *Marcacci*[67]). *Heidenhain*[65] nennt diese Wirkung daher eine „pseudomotorische". Die pseudomotorische Contraction hat ein 10mal so langes Latenzstadium wie die Hypoglossusreizung. Ein einzelner mäßiger Induktionsschlag ist unwirksam, ebenso chemische Reizung, doch gelingt die reflektorische Anregung von verschiedenen sensiblen Nerven aus. Nicotin erregt zuerst, dann lähmt es die Chordabewegung. Die Chorda wirkt bewegend sogar noch kurze Zeit nach Unterdrückung des Blutlaufes (*Heidenhain*[65]). Die pseudomotorische Contraction erzeugt keinen Muskelton (*Rogowicz*[68]).

Periphere Äste.

6. Nach seinem Austritt aus dem Canalis facialis gibt der Facialis motorische Äste an den M. stylohyoideus und den hinteren Bauch des M. digastricus, den M. occipitalis, ferner an alle Muskeln des äußeren Ohres und des Antlitzes, an den M. buccinator und das Platysma ab. — Es enthält der Facialis außerdem Schweißfasern des Antlitzes (vgl. § 188. II.).

Die quergestreiften Arrectores pili der sog. Tasthaare an der Schnauze und in der Augenbrauengegend (Katze, Kaninchen u. a.) werden ebenfalls vom Facialis versorgt (*Saalfeld*[69]), während die glatten Muskeln der übrigen Haare vom Sympathicus innerviert werden (§ 272).

Bedeutung der peripheren Anastomosen.

Im Gesicht anastomosieren die Facialiszweige regelmäßig mit denen des Trigeminus. Hierdurch tragen letztere den Muskeln zugleich Muskelgefühlsfasern zu. Dieselbe Bedeutung haben die peripheren Vereinigungen der sensiblen Zweige der Nn. auricularis vagi und auricularis magnus für die Ohrmuskeln, sowie endlich die Verbindung mit sensiblen Fäden vom dritten Cervicalnerven für die Facialisfasern des Platysma. Durchschneidung des Facialis am Griffelwarzenloch ist schmerzhaft, noch schmerzhafter aber ist die der peripheren Gesichtsäste, was sich hiernach leicht erklärt. [Vgl. § 271 „rückläufige Sensibilität".]

Pathologisches.

Pathologisches: — Bei den **Lähmungen** des Facialis ist zu unterscheiden, ob der Sitz der Affektion ein peripherer (in der Gegend des Foramen stylomastoideum — oder im Verlaufe des Canalis facialis), oder ein centraler (cerebraler) ist. Eine genaue Analyse der Symptome gibt hierüber Auskunft.

Lähmung des Facialis.

Lähmung des Gesichtes.

Als Symptome der einseitigen Facialislähmung — ergeben sich: — Lähmung der Gesichtsmuskeln: die Stirn ist glatt, faltenlos, die Lidspalte geöffnet (Lagophthalmus paralyticus), mit dem äußeren Winkel tiefer stehend. Die Vorderfläche des Auges wird leicht trocken, die Hornhaut erscheint matt, da wegen fehlenden Lidschlages die Tränenverteilung gestört ist, ja es kann sogar infolge der Trockenheit zu einer leichten entzündlichen Reizung (Keratitis xerotica) kommen. Ist die Lähmung des Facialis in der Gegend des Ganglion geniculi gelegen, so daß auch der N. petrosus superficialis major, der die sekretorischen Fasern für die Tränendrüse führt, mitbeteiligt ist, so sistiert die Tränenabsonderung auf dem entsprechenden Auge: einseitiges Weinen (sowohl psychisch wie reflektorisch) (*Klapp*[50], *Köster*[55] u. a.). Es kann aber auch infolge einer gleichzeitigen Reizung der sekretorischen Fasern eine gesteigerte Tränensekretion vorkommen (*Köster*[55]). Um das Auge dem Lichte zu entziehen, rollt der Kranke die Bulbi meist nach oben und auswärts unter die oberen Augenlider (sogenanntes *Bell*sches Symptom) und erschlafft den Levator palpebrae, wodurch das Lid etwas niedersinkt. Die Nase kann nicht bewegt werden, die Nasolabialfalte ist verstrichen.

Hierdurch können Beeinträchtigungen der Geruchsempfindung auftreten, weil das Nasenloch sich nicht mehr erweitern kann. Hauptsächlich liegt aber die Geruchsstörung begründet in der mangelhaften Tränenleitung (wegen Lähmung des Lidschlages und des *Horner*schen Muskels), welche die entsprechende Seite der Nasenhöhle trockener werden läßt. Das ganze Gesicht ist nach der gesunden Seite hin verzogen, so daß Nase, Mund und Kinn schief stehen. — Wegen Lähmung des M. stylohyoideus und des hinteren Digastricusbauches kann die Zungenbasis an der gelähmten Seite tiefer stehen und bei forcierten Bewegungen des Zungenbeines die Zunge eine Abweichung nach der gesunden Seite erfahren. — Die Lähmung des Buccinators behindert die normale Formation des Bissens; die Speisen häufen sich in der erschlafften Backenausweitung an, aus welcher sie der Patient schließlich mit den Fingern hervorholen muß; — Speichel und Getränk laufen leicht aus dem Mundwinkel ab. Bei starker Exspiration wird die Backe segelartig aufgetrieben. — Die Sprache kann Beeinträchtigung erfahren durch Erschwerung der Bildung der Lippenkonsonanten (besonders bei doppelseitiger Lähmung) und auch der Vokale O, Ü, Ö; bei der (beiderseitigen) Lähmung der Gaumenmuskeläste wird die Sprache nasal (pag. 547). Pfeifen, Saugen, Blasen, Ausspucken sind gestört. — Die doppelseitige Lähmung hat manche dieser Symptome in verstärktem Maße zur Folge; — andere, wie die Schiefstellung des Gesichtes, fallen natürlich weg: das Gesicht ist völlig erschlafft, ohne jedes Mienenspiel, die Kranken weinen und lachen „wie hinter einer Maske". — Beeinträchtigungen des Geschmackes (entweder Fehlen desselben auf den vorderen zwei Dritteln der Zunge oder Verzögerung und Alteration der Empfindung) ergeben sich aus dem über die Chorda tympani Gesagten. — Eine Speichelverminderung auf der gelähmten Seite ist beobachtet worden; doch kommt auch zuweilen eine Vermehrung des Submaxillaris- und Sublingualisspeichels infolge einer gleichzeitigen Reizung der sekretorischen Nerven vor (*Köster*[55]). — Eine gesteigerte Gehörsempfindlichkeit (Oxyakoia sive Hyperakusis Willisiana) wird auf Lähmung des M. stapedius bezogen. Diese verursacht ein Schlottern des Stapes in der Fenestra ovalis, so daß nunmehr alle Stöße vom Trommelfell her sich sehr wirksam auf den Steigbügel übertragen müssen, der nun seinerseits bedeutende Schwankungen des Labyrinthwassers erzeugt. — Da beim Menschen der Facialis Schweißfasern führt (§ 188. II), so erklärt sich, daß bei der Lähmung (nur bei peripherer, nicht bei centraler) des Facialis die Schweißabsonderung verringert oder aufgehoben ist; es kann aber auch bei motorischer Lähmung eine Reizung der Schweißfasern und so Vermehrung der Schweißabsonderung vorhanden sein.

Geruchsstörung. *Störung beim Kauen.* *Sprachstörung.* *Mimische Störung.* *Geschmacksstörung.* *Störung der Speichelsekretion.* *Störung des Gehöres.* *Schweißsekretion.*

Durchschneidung des Facialis bei jungen Tieren macht die entsprechenden Muskeln atrophisch. Dabei kommen auch die Gesichtsknochen im Wachstum zurück: sie bleiben kleiner, und es wachsen daher die Gesichtsknochen der intakten Seite schließlich über die Mittellinie hinaus, gegen die affizierte Seite hin. Auch die Speicheldrüsen bleiben kleiner (*Schauta*[70]).

Störung im Wachstum der Gesichtsknochen.

Reizungen — treten auf als partielle oder ausgebreitete, ferner entweder direkt oder reflektorisch erregte tonische oder klonische Krämpfe. Die ausgebreiteten Formen werden als „mimischer Gesichtskrampf" bezeichnet. Unter den partiellen Krämpfen ist der tonische Lidkrampf (Blepharospasmus) am häufigsten, hervorgerufen durch Erregung der sensiblen Augennerven, besonders bei skrofulösen Augenentzündungen oder durch exzessive Reizbarkeit der Netzhaut (Photophobie). — Die klonische Krampfform, das krankhafte Blinzeln (Spasmus nictitans), ist meist reflektorischen Ursprungs durch Reizung an den Augen, den Zahnnerven oder selbst entfernt liegenden Nerven. In hohen Graden wird das Leiden doppelseitig, und es breiten sich sogar die Krämpfe auf die Muskeln des Halses, des Rumpfes und der Oberextremitäten aus. — Zuckungen in den Muskeln der Lippen werden teils durch Gemütsbewegungen, teils reflektorisch erzeugt. Fibrilläre Zuckungen zeigen sich auch nach Lähmungen des Facialis als Entartungsphänomen (§ 217. I. 2). Intracranielle Reizungen der verschiedensten Art, welche das Rindencentrum oder den Kern des Nerven treffen, können gleichfalls zu Krämpfen Veranlassung geben.

Krämpfe im Gebiete des Facialis. *Lidkrampf.* *Blinzeln.* *Andere Zuckungen.*

266. VIII. Nervus acusticus.

Der N. acusticus besteht aus zwei Nerven, die in ihrem anatomischen Verhalten und ihrer physiologischen Funktion voneinander verschieden und daher getrennt zu behandeln sind: dem N. cochleae (laterale Wurzel) und dem N. vestibuli (mediale Wurzel). (Beim Schafe und Pferde sind beide Nerven völlig getrennt.)

Anatomisches.

Der N. cochleae entspringt aus den Zellen des Ganglion spirale der Schnecke (einem Spinalganglion analog). Diese senden einen peripheren Fortsatz zu den Hörzellen,

einen centralen zum Gehirn; die letzteren Fortsätze bilden den N. cochleae. Im Gehirn verlaufen die Fasern desselben: 1. zum ventralen Acusticuskern und 2. dem dorsal davon gelegenen Tuberculum acusticum. Von diesen primären Endstätten verläuft die Bahn weiter in folgender Weise: 1. Vom ventralen Acusticuskern verlaufen die Fasern medianwärts als Corpus trapezoideum, (darin eingelagert die Zellen des Nucleus trapezoideus, deren Achsencylinderfortsätze gleiche Richtung haben) zum Nucleus olivaris superior, und zwar sowohl auf derselben wie auf der gekreuzten Seite. Von hier verläuft die Bahn weiter in der lateralen Schleife. 2. Vom Tuberculum acusticum verlaufen die Fasern als Striae acusticae quer über den Boden der Rautengrube hinweg auf die andere Seite und schließen sich hier ebenfalls der lateralen Schleife an. So gelangen die Fortsetzungen der Bahn des Cochlearis von den beiden primären Endstätten aus schließlich in die laterale Schleife. Diese steigt zu dem hinteren Vierhügel und dem Corpus geniculatum mediale hinauf, — von hier verläuft endlich die centrale Hörbahn zum psychoakustischen Centrum auf dem Gyrus temporalis sup. des Großhirns.

Der N. vestibuli entspringt aus dem Ganglion vestibulare im Grunde des Meatus acusticus internus, die Zellen desselben senden einen peripheren Fortsatz zu dem Epithel der Ampullen und Säckchen, den anderen im N. vestibuli zum Gehirn. Hier enden die Fasern: 1. am dorsalen Acusticuskern; 2. in caudaler Richtung verlaufend als absteigende Acusticuswurzel in einer Fortsetzung des dorsalen Kerns. Von diesen beiden Endstätten verlaufen Fasern weiterhin in das Kleinhirn (von 1. auch in die obere Olive). 3. Ein Teil der Vestibularisfasern endet selbst im ventralen Wurme des Kleinhirns, — Collateralen der Vestibularisfasern ziehen zu dem *Deiters*schen Kerne.

Funktion des N. cochleae.

Der N. cochleae ist der Gehörnerv: jede Reizung seiner Endausbreitung oder seines Verlaufs bewirkt Gehörswahrnehmung, — jede Verletzung je nach der Intensität Schwerhörigkeit bis Taubheit, auch Zerstörung der Labyrinthe, der Endorgane beider Acustici macht völlig taub.

Pathologische Störungen der Gehörstätigkeit.

Pathologisches: — Eine gesteigerte Erregbarkeit des Gehörsnerven an irgend einer Stelle seines Verlaufes, seiner Centren oder der Endausbreitungen bringt die nervöse Feinhörigkeit (Hyperakusis) mit sich, meist ein Zeichen ausgebreiteter gesteigerter Nervenerregbarkeit, z. B. bei Hysterischen. In besonders hohen Graden kann es bis zu einer entschieden schmerzhaften Empfindlichkeit kommen. — Reizungen derselben Gebiete bringen Gehörswahrnehmungen hervor, unter denen das nervöse Ohrensausen oder Ohrenklingen (Tinnitus) entweder daher rührt, daß die Gefäßgeräusche im Ohr abnorm stark sind, oder daß der Acusticus hyperästhetisch ist. So erklärt sich auch der Tinnitus nach großen Chinin- oder Salicyldosen infolge vasomotorischer Einwirkung auf die Labyrinthgefäße, die sich sogar bis zur Gefäßzerreißung steigern kann (*Kirchner*[71]). — Erregungen des corticalen Centrums des Acusticus, besonders bei Geisteskranken, können Gehörsphantasmen hervorbringen (§ 292. II). — Ist die Erregbarkeit des Gehörsnerven vermindert oder vernichtet, so zeigt sich die nervöse Schwerhörigkeit (Hypakusis) und die nervöse Taubheit (Anakusis).

Funktion des N. vestibuli.

Der N. vestibuli verbindet die halbzirkelförmigen Kanäle und die Säckchen des Labyrinths mit dem Gehirn; er leitet Erregungen, welche im Labyrinth bei Bewegungen des Kopfes resp. des ganzen Körpers entstehen und vermittelt so die Perception der Bewegungs- und Lageempfindungen. (Vgl. Gehörorgan, Vestibularapparat.) Die aus den halbzirkelförmigen Kanälen und den Säckchen des Labyrinths stammenden Erregungen sind wichtig für die reflektorische Regulierung der Bewegungen und die Aufrechterhaltung des Körpergleichgewichtes; sie fließen auf der Bahn des Vestibularis dem Kleinhirn zu, welches für diese Reflexe den centralen Apparat darstellt (vgl. Kleinhirn).

Außerdem steht aber der N. vestibularis durch den *Deiters*schen Kern (vgl. oben) und die von diesem ausgehenden Bahnen mit dem hinteren Längsbündel in Verbindung, welches die Augenmuskelkerne miteinander verknüpft (vgl. § 264): so können Erregungen, welche in den halbzirkelförmigen Kanälen aufgenommen werden, reflektorische

Reflektorische Augenbewegungen.

Augenbewegungen herbeiführen. Bei aktiven oder passiven Bewegungen des Kopfes oder des Körpers finden normalmäßig gleichzeitige Bewegungen beider Bulbi statt, die für eine jede Körperstellung ganz bestimmte sind. Der allgemeine Charakter dieser, als kompensatorisch zu bezeichnenden, bilateralen Augenbewegungen besteht darin, daß durch dieselben beide Augen bei den verschiedenen Ortsveränderungen des Kopfes und des Körpers ihre primäre Ruhestellung beizubehalten streben. Durchschneidung des Aquaeductus Sylvii in der Höhe der vorderen Vierhügel, der Hirnpartie am Boden des 4. Ventrikels, der Acusticuskerne, beider Acustici, sowie Zerstörung beider häutigen Labyrinthe führen Ausfall dieser Bewegungen herbei; Reizung dieser Teile hat umgekehrt bilaterale assoziierte Augenbewegungen zur Folge.

Über experimentell hervorgerufene Gleichgewichtsstörungen, Augenschwanken (Nystagmus), Schwindelgefühl usw. vgl. Vestibularapparat, § 332.

Pathologisches.

Pathologisches: — Die bei Affektionen des Labyrinthes und bei der sog. *Menière*schen Krankheit plötzlich auftretenden Schwindelanfälle, welche nicht selten von Ohrensausen, Erbrechen, taumelndem Gang und hochgradiger Schwerhörigkeit begleitet sind, müssen auf eine Affektion der Ampullennerven oder ihrer Centralorgane oder der halbzirkelförmigen Kanäle bezogen werden. — Es bewirken auch gewaltsame Einspritzungen in die Ohren von Kaninchen Schwindelanfälle mit Nystagmus und Verdrehung des Kopfes nach der behandelten Seite. Bei Trommelfelldefekten beim Menschen sah man bei Anwendung der Gehörgang-Luftdusche Augenverdrehung und Schwindel. Mittelohrentzündungen beim Menschen können ebenso Nystagmus mit Schwindel bewirken. Auch vorübergehende Störung der Circulation in den Kernen der Augenmuskelnerven kann Ursache des Schwindels sein.

267. IX. Nervus glossopharyngeus.

Anatomisches.

Der N. glossopharyngeus enthält centripetale und centrifugale Fasern. Die centripetalen Fasern entspringen aus dem Ganglion superius und petrosum n. glossopharyngei, sowie zum Teil auch aus dem gangliösen Plexus der Rami linguales des Nerven. Die Ganglienzellen entsenden (wie die der Spinalganglien) einen Fortsatz peripher in das innervierte Gebiet, einen anderen centralwärts als Glossopharyngeusfaser ins Gehirn. Hier verlaufen diese Fasern 1. teils zu dem frontalen Ende des Nucleus alae cinereae, in welchem der größere Teil der sensiblen Vagusfasern endet (§ 268); 2. teils als absteigendes Wurzelbündel, gemeinsam mit gleich verlaufenden Vagusfasern als sog. Tractus solitarius caudalwärts bis in die Halsanschwellung des Rückenmarks, überall in den Zellen des begleitenden langgestreckten Endkernes Nucleus tractus solitarii endend (analog der spinalen Trigeminuswurzel, § 263). Von den sensiblen Endkernen verlaufen die Fasern zur Hirnrinde durch die mediale Schleife. — Von den centrifugalen Fasern entspringen die motorischen aus dem Nucleus ambiguus (dem ventralen motorischen Vaguskern, § 268), die sekretorischen aus der caudalen Fortsetzung des Nucleus salivatorius (vgl. pag. 620) als Achsencylinderfortsätze der dort gelegenen Ganglienzellen.

Funktion: Geschmack.

Seiner Funktion nach ist er: — 1. Geschmacksnerv auf dem hinteren Drittel der Zunge, dem Seitenteil des weichen Gaumens und dem Arcus glossopalatinus.

Über die Geschmackstätigkeit auf den vorderen zwei Dritteln der Zunge siehe beim N. lingualis (§ 263. III, 5) und der Chorda tympani (§ 265. 5).

Die Zungenäste tragen eingeschaltet Ganglien, zumal an den plexusähnlichen Teilungsstellen und an der Basis der Papillae vallatae. Die Endzweige lassen sich bis zu den umwallten Papillen (Fig. 188 *U*) verfolgen, deren Geschmacksknospen sie telodendriseh umstricken.

Über die galvanische Reaktion der Geschmacksnerven vgl. Geschmackssinn.

Gefühl.

2. Er ist Gefühlsnerv für das hintere Drittel der Zunge, die vordere Fläche des Kehldeckels, die Tonsillen, die vorderen Gaumenbögen, den weichen Gaumen und einen Teil des Pharynx. Diese Nerven wirken hemmend auf den Schlingakt und die Atmung. Sie bewirken

ferner (ebenso wie die Geschmacksfasern) reflektorische Speichelabsonderung (pag. 218).

Bewegung. 3. Er ist motorischer Nerv für den M. stylopharyngeus.

Speichelsekretion. 4. Er führt die Sekretionsfasern für die Parotis (vgl. § 98). Dieselben verlaufen vom Ganglion petrosum aus in der Bahn des N. tympanicus (Fig. 188 λ) (welcher der Paukenhöhle und der Tuba Eustachii sensible Zweige bringt), weiterhin in den N. petrosus superficialis minor zum Ganglion oticum (pag. 618) und von hier in den N. auriculo-temporalis und mit ihm zur Parotis.

268. X. Nervus vagus.

Anatomisches. Der N. vagus enthält centripetale und centrifugale Fasern. Die centripetalen Fasern entspringen aus den Ganglienzellen des Ganglion jugulare und nodosum (einem Spinalganglion analog); die peripheren Fortsätze derselben verlaufen zu dem innervierten Gebiet, die centralen in das Gehirn. Hier verlaufen die centripetalen Fasern — 1. teils zum Nucl. alae cinereae (lateral vom Hypoglossuskern), 2. teils (beim Menschen nur ein kleiner Teil der Fasern) mit Glossopharyngeusfasern zusammen (vgl. § 267) im Tractus solitarius abwärts, in den Zellen des Nucl. tractus solitarii endend. Von den sensiblen Endkernen aus verlaufen die Fasern zur Hirnrinde in der medialen Schleife. — Die centrifugalen Fasern entspringen als Achsencylinderfortsätze aus den Ganglienzellen — 1. des Nucleus ambiguus (ventraler motorischer Vaguskern), einer Fortsetzung des Accessoriuskerns nach vorn; 2. des dorsalen, motorischen Vaguskerns.

Verbindungsäste des Vagus sind: — 1. Ein Ästchen, welches das Ganglion petrosum des Glossopharyngeus mit dem Ganglion jugulare des Vagus direkt verbindet; Funktion unbekannt. — 2. Dicht über dem Ganglion nodosum n. vagi senkt sich der innere Ast des Accessorius in den Vagusstamm. Welche Fasern durch diese Anastomose dem Vagus zugeführt werden, steht nicht einwandfrei fest (*Grabower*[72], *van Gehuchten*[73], *Onodi*[74], *Lesbre* u. *Maignon*[75]). Während die einen behaupten, daß die motorischen Fasern des Vagus und die Herzhemmungsfasern erst auf diesem Wege in den Vagus gelangen, sollen nach den Resultaten anderer Autoren diese Fasern dem Vagus selbst angehören, aus den Vaguskernen entspringen und in den Vaguswurzeln austreten. — 3. Im Ganglion nodosum vereinigen sich mit dem Vagus Fasern unbekannter Funktion vom Hypoglossus, vom Ganglion cervicale supremum sympathici und vom Plexus cervicalis.

Die Äste des Vagus sind:

Ramus meningeus. 1. Der sensible Ramus meningeus, vom Ggl. jugulare, welcher in Begleitung mit vasomotorischen Sympathicusfasern den hinteren Ast der Art. meningea media verfolgt und auch Ästchen zu den Sinus occipitalis und transversus schickt.

Bei starken Kongestionen zum Kopfe und Entzündungen der Dura mater vermag seine Reizung Erbrechen zu erregen.

Ramus auricularis. 2. Der Ramus auricularis (Fig. 190 *au*), vom Ggl. jugulare, nimmt eine Verbindung vom Ggl. petrosum des Glossopharyngeus auf, kreuzt dann, durch den Canaliculus mastoideus verlaufend, die Bahn des Facialis, welchem er vermutlich sensible Fasern zuführt. Weiterziehend gibt er sensible Äste zum hinteren Umfang des Gehörganges und dem anstoßenden Teil der Ohrmuschel. Ein Zweig läuft mit dem N. auricularis posterior des Facialis, welchem er für die Muskeln Muskelgefühlsfasern zuerteilt.

Auch dieser Nerv vermag, durch Entzündungen oder Fremdkörper im äußeren Gehörgang gereizt, Erbrechen zu erregen. Reizung in der Tiefe des äußeren Gehörganges im Innervationsgebiete des R. auricularis erregt reflektorisch auch Husten (*Cassius Felix*, 97 n. Chr.), selten Herzhemmungserscheinungen.

Vagusäste des Schlundgeflechtes. 3. Zum Schlundgeflechte sendet der Vagus *(2)* vom oberen Teil des Gangl. nodosum 1 bis 2 Äste, die in der Höhe des mittleren

Schlundschnürers mit den Schlundästen des Glossopharyngeus und des obersten sympathischen Halsganglions neben der Art. pharyngea ascendens den Plexus pharyngeus bilden. Der hintere Teil des Vagusstammes selbst versorgt in diesem Geflechte die drei Schlundschnürer sowie die Mm. palatoglossus und palatopharyngeus (nach Versuchen am Affen, *Kreidl*[76]) mit Bewegungsnerven. — Sensible Vagusfasern des Schlundgeflechtes versorgen den Schlundkopf von der Stelle unterhalb des Gaumensegels an abwärts. Diese Fasern erregen reflektorisch die Schlundschnürer beim Schlingen. Bei stärkerer abnormer Reizung vermögen sie auch Erbrechen zu bewirken. [Die sympathischen Fasern des Schlundgeflechtes geben vasomotorische Nerven an die Schlundgefäße; über die Schlundzweige des Glossopharyngeus siehe § 267.]

4. An den Kehlkopf gibt der N. vagus 2 Nerven:

Laryngeus superior;

a) den N. laryngeus superior *(3)*, welcher nach Aufnahme eines vasomotorischen Fadens vom obersten Sympathicusganglion sich in einen Ramus externus und internus teilt. — 1. Der Ramus externus nimmt abermals aus derselben Quelle Vasomotoren auf (die weiterhin auch die Art. thyreoidea superior begleiten) und innerviert mit Bewegungsfasern den M. cricothyreoideus, — mit Gefühlsfasern den unteren seitlichen Bereich der Larynxschleimhaut. — 2. Der Ramus internus gibt nur sensible Äste ab: an die Plica glottoepiglottica und die zunächst seitlich davon liegende Region der Zungenwurzel, an die Plica ary-epiglottica und an das ganze Innere des Kehlkopfes (soweit der R. externus nicht reicht).

Ramus externus.

Ramus internus.

Husten.

Die Reizung dieser sensiblen Zweige ruft reflektorisch Husten hervor, Reizung der Stimmbänder jedoch nicht, sondern nur die der Begrenzung der Glottis respiratoria (*Kohts*[77]). Dasselbe bewirken die sensiblen Vaguszweige der Trachea, namentlich an der Bifurkationsstelle, ferner die der Bronchialschleimhaut, ebenso des Lungengewebes und der krankhaft veränderten (entzündeten) Pleura. Das Hustencentrum soll zu beiden Seiten der Raphe in der Nähe der Ala cinerea belegen sein (*Kohts*[77]). Zu sehr heftigen Hustenanfällen kann sich durch Reizung des Schlundes oder als Mitbewegung Erbrechen hinzugesellen. — *Kokin*[78] fand in beiden Laryngei sekretorische Fasern für die Schleimdrüsen des Larynx und der Trachea.

Ausgebreitete Hustenreize.

Bei manchen Menschen kann Husten erregt werden durch Reizung selbst entlegener sensibler Nerven, z. B. des äußeren Gehörganges (N. auricularis vagi), der Nasenschleimhaut („Trigeminushusten"), der Leber, Gallenblase, Milz, des Magens und Darmes, des Uterus, der Mammae, der Ovarien, Hoden, ja sogar einzelner Hautstellen. Ob hierbei der erregte Nerv centripetal direkt das (etwa abnorm reizbare) Hustencentrum anregt, — oder ob infolge der Nervenreizung zuerst die Vascularisation und Sekretion des Atmungsorganes beeinflußt wird, die ihrerseits nun erst in zweiter Linie zum Hustenreflex führen, ist unentschieden.

Atmungshemmungsfasern.

Pressorische Fasern.

Der Laryngeus superior enthält ferner noch centripetalleitende Fasern, welche gereizt Stillstand der Atmung unter Schluß der Stimmritze bewirken [siehe Atmungscentrum, § 281], — ferner solche, welche eine Schluckbewegung auslösen (§ 280. 7), — endlich „pressorische Fasern" (siehe Vasomotorencentrum, § 284. II.).

Laryngeus inferior.

b) Der N. laryngeus inferior *(5)* schlägt sich links um den Aortenbogen, rechts um die Subclavia, gibt aufsteigend in der Rinne zwischen Trachea und Oesophagus Bewegungsfäden an diese und den unteren Schlundschnürer ab und tritt dann zum Kehlkopf, dessen Muskeln er Bewegungsfasern erteilt (mit Ausnahme des M. cricothyreoideus). Die Muskeln des Kehldeckels (Mm. ary- und

thyreo-epiglottici) innerviert wechselnd bald der Laryngeus superior, bald der inferior.

Der N. laryngeus inferior wirkt gereizt auch hemmend auf das Atmungscentrum (siehe dieses, § 281), sowie pressorisch auf das Vasomotorencentrum (vgl. 284. II.).

Anastomose zum superior. Vom N. laryngeus superior läuft ein Verbindungszweig zu dem inferior hin (die sogenannte Anastomose *Galens*), welcher noch sensible Ästchen zur oberen Hälfte der Luftröhre, zum Larynx, vielleicht auch zum Oesophagus und die Muskelgefühlsfasern (?) für die vom N. laryngeus inferior versorgten Kehlkopfmuskeln abgibt.

Exner[79] beschreibt einen N. laryngeus medius, aus dem Pharynxnerven des Vagus und dessen Verbindungen im Pharynxgeflecht stammend, welcher sich an der Innervation des M. cricothyreoideus und der vorderen und unteren Partie der Kehlkopfschleimhaut beteiligt. Nach *Onodi*[74] beteiligen sich Fasern vom letzten Hals- und oberen Brustganglion des Sympathicus an der Innervation der Kehlkopfmuskeln.

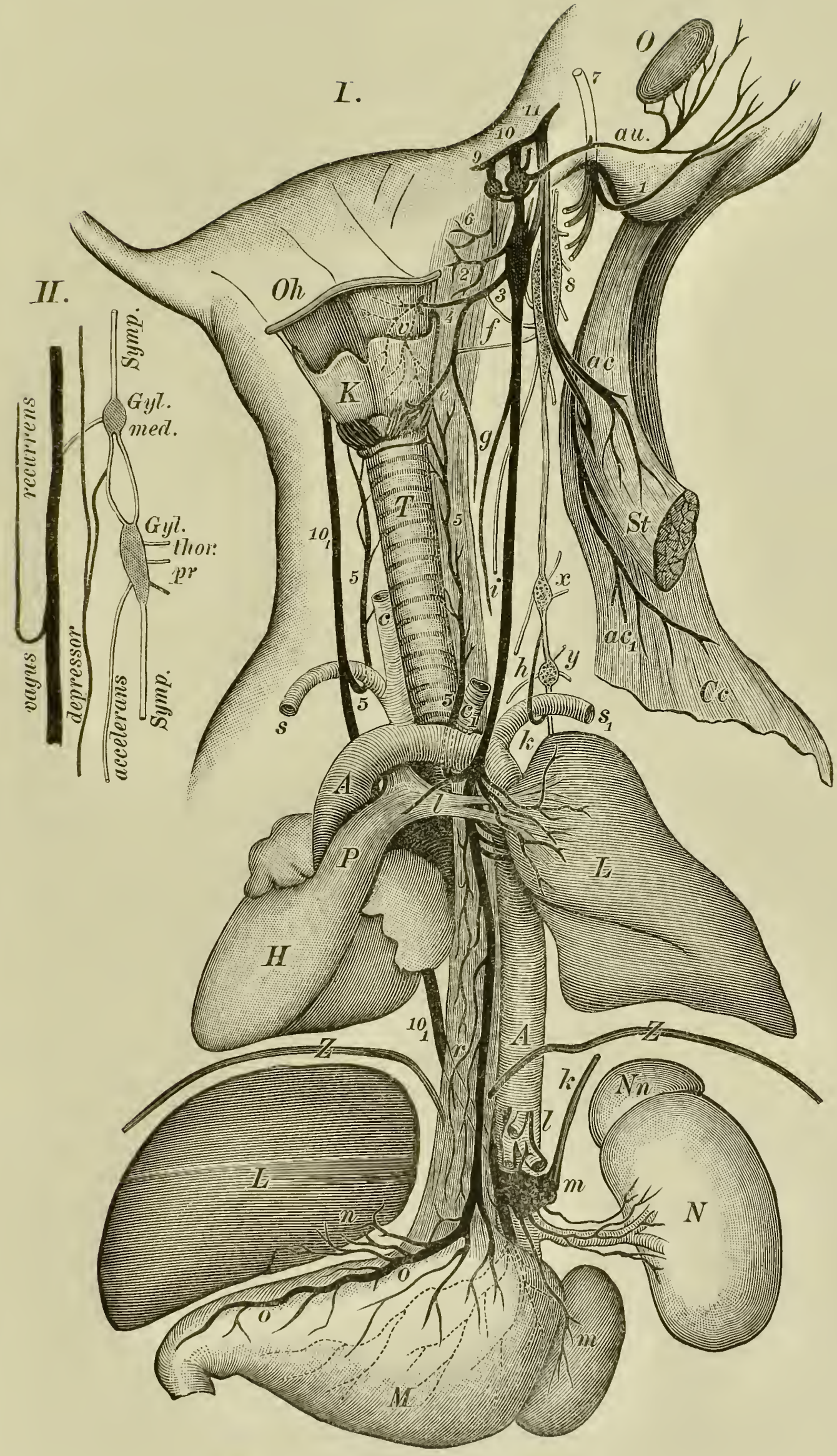
Physiologische Beobachtungen an den Kehlkopfnerven. Reizung der N. laryngei superiores ist schmerzhaft und bewirkt Bewegung der Cricothyreoidei (sowie reflektorische der übrigen Kehlkopfmuskeln). Die Durchschneidung derselben macht beim Hunde die Stimme tiefer und rauh wegen mangelhafter Stimmbänderspannung. Die Gefühllosigkeit des Kehlkopfes bewirkt ferner, daß Mundflüssigkeit und Speiseteilchen (ohne reflektorischen Schluß des Kehlkopfes oder Husten zu bewirken) in die Luftröhre und Lungen gelangen, wodurch sog. „Schluckpneumonie“ mit tödlichem Ausgange erfolgt.

Reizung der N. laryngei inferiores hat Stimmritzenkrampf zur Folge. Die Durchschneidung lähmt die von ihnen versorgten Kehlkopfmuskeln, die Stimme wird klanglos und rauh [beim Schweine (*Galen*, *Riolan*, 1618), Menschen, Hunde, der Katze; Kaninchen behalten ihre hellschreiende Stimme]. Die Stimmritze ist nur noch schmal; bei jeder Inspiration nähern sich die Bänder besonders in ihren vorderen Teilen bedeutend; bei der Ausatmung werden sie schlaff auseinandergeblasen. Daher ist die Inspiration (besonders bei jungen Individuen, welche nur eine enge Glottis respiratoria besitzen) mühsam und geräuschvoll, die Exspiration erfolgt völlig leicht. Nach ein paar Tagen beruhigt sich das Tier (Fleischfresser), es atmet mühelos, und die passiv schlotternden Stimmbandbewegungen treten zurück. Wenn aber im weiteren Verlaufe, selbst nach längerer Zeit, das Tier lebhaft erregt wird, so tritt bei dem nun stärkeren Atmungsbedürfnis oft ein Anfall von hochgradiger Atemnot ein, der erst nachläßt, wenn allmählich das Tier sich mehr beruhigt. — Wegen der Kehlkopfslähmung können auch Fremdkörper in die Luftröhre gelangen, zumal die Lähmung des obersten Oesophagusabschnittes das Niederschlucken erschwert. So kann es selbst zum Auftreten von Bronchopneumonie kommen.

Erklärung zu nebenstehender Fig. 190.

I Schema der Verbreitung des N. vagus und accessorius. — *10* Austritt des linken Vagusstammes aus der Schädelhöhle. — (*10*$_1$ rechter Vagus.) — *9* N. glossopharyngeus. — *7* N. facialis. — *1* N. auricularis posterior profundus vom Facialis. — *2* Ramus pharyngeus Vagi. — *6* Ramus pharyngeus glossopharyngei. — *3* N. laryngeus superior mit seinen Anastomosen *(f)* vom Sympathicus und seiner Teilung *(4)* in den Ramus internus *(v)* und externus *(e)*. — *5* Laryngeus inferior sive recurrens. — *au* Ramus auricularis vagi. — Herznerven: *g* Rami cardiaci aus dem Vagusstamm und aus dem Laryngeus superior. — *i*, *h* die drei Rami cardiaci aus dem oberen *(S)*, mittleren *(x)* und unteren *(y)* Halsganglion des Sympathicus. — *k* Ansa Vieussenii. — *l* Ramus cardiacus aus dem Recurrens. — *L* Lunge mit dem Plexus pulmonalis anterior und posterior. — *r* Plexus oesophageus. — *o o* Magenzweige des linken Vagus nebst den abgehenden Leberzweigen *(n)*. — *m* Plexus coeliacus. — *k* der in denselben eintretende N. splanchnicus. — *11* N. accessorius Willisii, der seinen inneren Ast in das Gangl. nodosum n. vagi sendet; sein äußerer Ast versorgt mit Zweigen *(ac)* den M. sterno-cleidomastoideus *(St)* und *(ac*$_1$*)* den M. cucullaris *(Cc)*. — *O* Äußerer Gehörgang. — *Oh* Os hyoideum. — *K* Schildknorpel. — *T* Luftröhre. — *H* Herz. — *P* Pulmonalarterie. — *AA* Aorta. — *c* Carotis dextra. — *c*$_1$ Carotis sinistra. — *s* Subclavia dextra. — *s*$_1$ Subclavia sinistra. — *ZZ* Zwerchfell. — *N* Niere. — *Nn* Nebenniere. — *M* Magen. — *m* Milz. — *LL* Lunge und Leber [die Eingeweide kleiner gezeichnet]. — *II.* Schema des Verlaufes des N. depressor (sein Ursprung aus dem Vagus liegt höher), sowie des N. accelerans vom N. sympathicus (der Katze).

Fig. 190.



Schema der Verbreitung des N. vagus und accessorius.

N. depressor. 5. Der N. depressor, — welcher beim Kaninchen vom Stamme des Laryngeus superior und mitunter mit einer zweiten Wurzel vom Stamme des Vagus selbst entspringt, verläuft mit dem Sympathicus am Halse abwärts, senkt sich in das Ggl. stellatum und tritt von da in den Plexus cardiacus ein. Er ist ein centripetalleitender Nerv, dessen Reizung (ebenso Reizung des centralen Stumpfes) die Energie des Vasomotorencentrums herabsetzt und die Vasodilatatoren erregt (*Asher*[80]), so daß der Blutdruck sinkt (*C. Ludwig* u. *Cyon*[81] 1866; vgl. § 284. II). Zugleich überträgt sich diese Reizung auf das Herzhemmungscentrum, so daß der Herzschlag abnimmt.

Die Fasern des N. depressor entspringen im Ganglion jugulare (*Köster*[82]), außerdem auch zum Teil im Ganglion cervicale supremum sowie in intrakardialen Ganglien (*Athanasiu*[83]). Die Fasern enden nach *Köster*[82] in der Aorta, der Nerv ist also nicht Reflexnerv des Herzmuskels, sondern der Aorta.

Vorkommen und Analogien. Den N. depressor hat auch die Katze (Fig. 190. *II.*) (*Bernhardt*[84]), der Igel (*Aubert* u. *Röver*[85]), die Ratte, Maus; beim Pferde und Menschen treten dem Depressor analog entspringende Fasern in den Vagusstamm wieder zurück (*Bernhardt*[84], *Kreidmann*[86]). Auch beim Kaninchen können depressorisch wirkende Fasern im Vagusstamme selbst verlaufen (*Dreschfeld*[87], *Stelling*[88]). Die Depressorfasern des Kaninchens treten durch die oberen Wurzelfäden des Vagus in die Oblongata ein.

Herznerven. 6. Die Vagusäste des Herzgeflechtes — *(g, l)* enthalten die Hemmungsfasern für die Herzbewegung (vgl. § 46 u. 282) (*Ed. Weber*[89] 1845, *Budge*[90] 1846). Das Herz erhält aber auch durch die Vagusfasern einen Teil der beschleunigenden Fasern: schwache Vagusreizung bewirkt nämlich mitunter Beschleunigung des Herzschlages (*Schiff*[91], *Moleschott*[92]). Bei Atropin- und Nicotinvergiftung, welche die Hemmungsfasern lähmt, hat Vagusreizung Beschleunigung des Herzschlages zur Folge (*Schiff*[93], *Schmiedeberg*[94], *Dale*[95]) (vgl. §§ 282, 283).

Für die Existenz vasomotorischer Fasern in den Herzästen spricht folgender Versuch: Anhaltende Reizung des peripheren Vagusstumpfes bewirkt Blutergüsse im Endokardium (ähnlich wirkt langdauernde Digitalin- oder Strychninvergiftung) infolge krampfhafter Contraction der Endokardgefäße mit nachfolgender paralytischer Erschlaffung und Ruptur (*Gaglio*[96]).

Lungenäste des Vagus. 7. Die Lungenäste — des Vagus bilden mit Zweigen aus dem untersten Halsganglion des Sympathicus den Plexus pulmonalis anterior und posterior. An den Lungenzweigen kommen Ganglienzellen vor, wie auch am Kehlkopf, an der Luftröhre und den Bronchien (*Kandarazki*[97]).

Die Lungenäste des Vagus enthalten centrifugale und centripetale Fasern; — a) centrifugale Fasern: *Motorische,* 1. motorische Fasern für die glatten Muskeln des ganzen Bronchialbaums (vgl. § 71). — *vasomotorische,* 2. vasomotorische Nerven für die Lungengefäße, aus der Verbindung mit dem Sympathicus stammend (*Badoud*[98], *Lichtheim*[99]). Nach *Weber*[100] dagegen verlaufen die Vasomotoren der Lunge nicht im Vagus, die vom Vagus aus zu erzielenden Änderungen in der Weite der Lungengefäße sollen reflektorisch zustande kommen. — b) centripetale Fasern: *sensible,* 1. sensible (Husten erregende) Fasern für den ganzen Bronchialbaum und die Lungen. *atmungsanregende,* 2. centripetal verlaufende, von den Lungen zur Medulla oblongata ziehende Fasern, welche anregend auf das Atmungscentrum wirken (vgl. § 281). Durchschneidung beider Vagi hat dementsprechend eine bedeutende Herabsetzung der Zahl der Atemzüge zur Folge; diese sind zugleich sehr vertieft, so daß die Tiere zunächst gleiche Luftvolumina wechseln und in diesen gleiche Mengen O und CO_2. — *depressorische Fasern.* 3. centripetal verlaufende Fasern, welche depressorisch

auf das vasomotorische Centrum wirken (Sinken des Blutdruckes bei forcierter Exspirationspressung, § 284), — 4. centripetal verlaufende Fasern, welche hemmend auf das Herzhemmungscentrum (also pulsbeschleunigend) wirken (vgl. § 282. II).

Pulsbeschleunigende Fasern.

Die Bronchopneumonie nach bilateraler Vagisektion.

Nach doppelseitiger Vagusdurchschneidung tritt eine Lungenentzündung[101] auf, die bei Kaninchen in 24 Stunden, bei Anwendung besonderer Vorsichtsmaßregeln in einigen Tagen zum Tode führt (*Valsalva* † 1723, *Morgagni* 1740, *Legallois* 1812). Man hat diese Lungenentzündung als einen Beweis für das Vorhandensein trophischer Fasern im Vagus angesehen. Für die Erklärung kommen aber zunächst folgende Momente in Betracht: — a) Die beiderseitige Vagusdurchschneidung hat den Verlust der Motilität und Sensibilität des Kehlkopfes (falls die Durchschneidung oberhalb des Abganges der Nn. laryngei superiores stattfand), der Trachea, der Bronchien und der Lungen zur Folge. Es fällt daher der Schluß des Kehlkopfes beim Schlucken sowie der reflektorische Schluß desselben bei eindringenden Schädlichkeiten (Mundflüssigkeit, Speiseteilchen, reizende Gase) völlig weg, und auch der reflektorisch angeregte Husten zur Wegbeförderung des einmal Eingedrungenen unterbleibt. So dringen also ungehindert Schädlichkeiten auf die Lungen ein, und zwar um so leichter, als die gleichzeitige Lähmung des Oesophagus die Speisen in der Speiseröhre verweilen und so leicht in den Kehlkopf eintreten läßt. Die entstehende Pneumonie ist daher als „Fremdkörperpneumonie“ aufzufassen. Daß hierin ein wesentliches anregendes Moment der Entzündung liegt, konnte *Traube*[102] dadurch zeigen, daß sich die Entzündung hintanhalten ließ, wenn er die Tiere durch eine Luftröhrenkanüle von einer äußeren Halswunde aus atmen ließ. — b) Nach der Vagusdurchschneidung werden die Lungen abnorm blutreich, teils infolge der Lähmung der Vasomotoren, teils infolge der tiefen, mühsamen Atmung (s. oben); es kann dadurch zu serösen Transsudaten (Lungenödem) und sogar zu Blutaustritt kommen, Verhältnisse, welche die Ausbildung einer Entzündung begünstigen können. — c) Endlich käme die Existenz trophischer Fasern im Vagus in Frage. Da aber die anderen Momente zur Erklärung der Pneumonie ausreichen, so ist die Annahme trophischer Fasern jedenfalls nicht nötig.

Kaninchen sterben unter den Erscheinungen der Lungenentzündung in der Regel innerhalb 24 Stunden; bei den angegebenen Kautelen in einigen Tagen. — Hunde können, wenn die beiden Vagi nicht gleichzeitig durchschnitten werden, sondern der zweite erst einige Zeit nach der Resektion des ersten, die Operation überleben (*Nicolaides*[103], *Marenghie*[104], nach *Stewart*[105] nur ausnahmsweise). Beim Wiederkäuer tritt außerdem infolge von motorischer Lähmung des Magens Meteorismus auf, der mechanisch die Atmung hemmt und schließlich Erstickung herbeiführt (*Ellenberger*[106]). — Bei Vögeln bleiben nach bilateraler Durchschneidung der Vagi die Lungen entzündungsfrei, weil der obere Kehlkopf sich schlußfest erhält; dennoch erfolgt der Tod in 8 Tagen durch Inanition wegen Lähmung des Kropfes (*Zander*[107]), in welchem die Nahrungsstoffe in Fäulnis übergehen. — Frösche, welche bei jedem Atemzuge die in der Ruhe geschlossene Glottis öffnen, sterben nach Durchschneidung der Vagusstämme an Erstickung; die Durchschneidung der Lungenäste ist ohne schädlichen Einfluß (*Bidder*[108]).

Plexus oesophageus.

8. Das Oesophagusgeflecht — *(r)* bilden Zweige oben vom Laryngeus inferior, dann vom Plexus pulmonalis, unten vom Stamm des N. vagus selbst. Sie geben dem Oesophagus die Bewegung (pag. 229), das nur im oberen Teile vorhandene, undeutliche Gefühl und reflexanregende Fasern.

Plexus gastricus.

9. Das Magengeflecht — *(o o)* besteht aus dem vorderen (linken) Vagusende, welches noch zum Oesophagus Fasern sendet und der kleinen Kurvatur entlang zieht und zum Teil durch die Porta Zweige zur Leber schickt; auch der hintere (rechte) Vagus nimmt nach Abgabe einiger Oesophagusfasern Teil am Magengeflechte, welchem sich am Pylorus sympathische Nerven zugesellen. Die Vagi geben dem Magen motorische Zweige, daneben auch hemmende, also erschlaffende Fasern (§ 104), zugleich auch für die Cardia. Ferner liefert der Vagus die Sekretionsfasern der Magenschleimhaut (§ 110), — sowie vasomotorische Nerven, denn die Durchschneidung der Vagusstämme bewirkt Hyperämie der Magenschleimhaut. Die Magenfasern enthalten aber auch centripetale Bahnen, welche die Speichelsekretion anregen (vgl. pag. 218). Ob sie auch Erbrechen auslösen können, ist noch zweifelhaft.

Unterleibszweige. 10. Etwa $^2/_3$ des rechten Vagus gehen am Magen in den Plexus coeliacus *(m)* über und von hier die Arterien begleitend zur Leber, Milz, Pankreas, Dünndarm, Nieren *(N)*, Nebennieren. — Über den Einfluß des Vagus auf die Darmbewegungen ist im Zusammenhange mit den übrigen Darmnerven im § 107 berichtet. Über den Einfluß des Vagus auf die Pankreassekretion vgl. § 112. — Das Vorkommen motorischer Fasern für die Milz im Vagus wird von *Schäfer* u. *Moore*[109] bestritten. — Über die Beziehungen des Vagus zur Niere und Harnsekretion vgl. § 177. — Über die Beziehungen des Vagus zum Zuckercentrum in der Medulla oblongata s. § 116.

Darmfasern.

Milzfasern.

Nierenfasern.

Nach *Steiner*[110] sind im Vagus des Kaninchens die verschiedenen Fasern so angeordnet, daß die centripetalen in der äußeren, die centrifugalen in der inneren Hälfte des Halsstammes liegen.

Lähmung des Pharynx und Oesophagus. **Pathologisches:** — Lähmungen des Schlundes und der Speiseröhre, welche meist centralen oder doch intracraniellen Ursprunges sind, erschweren oder verhindern die Schlingbewegung, wobei Stauung im Oesophagus, Verschlucken, Atemnot und auch Übertritt der Speisen in die Nasenhöhle beobachtet wird. Bei unvollkommener Lähmung ist das Schlingen nur verzögert und erschwert, am leichtesten werden noch größere Bissen verschluckt. — Vermehrte Contraction, selbst krampfhaftes Zuschnüren wird unter den Erscheinungen allgemeiner Nervosität beobachtet (Globus hystericus).

Reizung des Schlundgeflechtes.

Krampf des Larynx. Krämpfe der Kehlkopfmuskeln bewirken vorwiegend den krampfhaften Glottisverschluß, den Spasmus glottidis. Er kommt hauptsächlich im kindlichen Alter vor und tritt anfallsweise unter Dyspnoe, beengter, pfeifender Inspiration auf, wozu sich Zuckungen in den Muskeln (der Augen, des Kiefers, der Finger, Zehen usw.) hinzugesellen können. Es handelt sich wahrscheinlich um einen reflektorisch erregten Krampf, der von den sensiblen Nerven verschiedener Gebiete (Zähne, Darm, Haut) in der Medulla oblongata ausgelöst werden kann. — Es gibt aber auch Spasmen der Glottiserweiterer und der anderen Kehlkopfmuskeln.

Hemmung der Atmung durch Reizung der Laryngei. Reizungen der sensiblen Kehlkopfsnerven bringen Husten hervor. Ist die Erregung sehr intensiv, z. B. beim Keuchhusten, so können die in den Laryngei liegenden, auf das Atmungscentrum hemmend einwirkenden Nerven mitgereizt werden: es erfolgt Verminderung der Atemzüge, schließlich Atmungsstillstand bei erschlafftem Zwerchfell, und bei den intensivsten Reizen erfolgt ein krampfhafter Exspirationsstillstand unter Glottisverschluß, selbst bis zur Dauer von 15 Sekunden.

Lähmung der Kehlkopfsnerven. Lähmungen der Kehlkopfsnerven, welche Störungen der Stimme bewirken, sind bereits § 234 u. 239 erörtert worden. — Bei gesteigerter Reizbarkeit Hysterischer kommen Hyper- und Anästhesien im Pharynx, den oberen Luftwegen, Aphonie, Neigung zum Erbrechen, verlangsamter, unregelmäßiger Herzschlag als Zeichen einer Vagusneurose vor. Über Asthma bronchiale infolge von Krampf der Bronchialmuskeln vgl. pag. 170.

Reizungen der Herzäste. Reizungen im Gebiete der Herzäste des Vagus können einmal durch direkte Erregung Anfälle von verminderter, selbst zeitweise aufgehobener Herztätigkeit bewirken, verbunden mit dem Gefühl größter Hinfälligkeit und des Erlöschens der Lebensfunktionen, mitunter auch mit Schmerzen in der Herzgegend. Aber auch reflektorisch durch Reizungen der Unterleibsorgane (analog dem *Goltz*schen Klopfversuche, § 282. II) können derartige Anfälle hervorgerufen werden.

Lähmungen der Herzäste. — Selten zeigt sich bei intermittierenden Lähmungen der Herzäste des Vagus bedeutende Beschleunigung der Herzaktion auf 160—240 Schläge.

269. XI. Nervus accessorius.

Anatomisches. Die Fasern des N. accessorius entspringen als Achsencylinderfortsätze der Ganglienzellen eines langgestreckten Kernes, welcher die dorsolaterale Zellengruppe des Vorderhorns des Halsmarkes umfaßt und sich vom 7. Cervicalnerven ununterbrochen nach oben in die Oblongata bis an das obere Ende der Pyramidenkreuzung forterstreckt. Die weitere Fortsetzung des Kerns nach vorn ist der Nucleus ambiguus, aus welchem die motorischen Vagusfasern sowie auch noch einige Wurzelfasern des Accessorius entspringen (pag. 626). Vom corticalen Centrum müssen Fasern gekreuzt zu dem Kern hintreten.

Die Fasern treten im Seitenstrange des Rückenmarkes hinauf und verlassen dieses in mehreren Bündeln zwischen den vorderen und hinteren Cervicalnervenwurzeln, dann legen sich die durch das große Hinterhauptsloch aufsteigenden Wurzelfäden in der Nähe des Foramen jugulare rein äußerlich aneinander und bilden die beiden Äste des Nerven.

Der innere Ast des Nerven — senkt sich ganz in das Gangl. nodosum n. vagi ein (Fig. 190). (Vgl. pag. 626.) *Innerer Ast.*

Der äußere Ast — stammt von dem Rückenmarksanteile ab. Er verbindet sich mit sensiblen Fäden der hinteren Wurzeln des 1., seltener auch des 2. Halsnerven, welche ihm Muskelgefühlsfasern zuführen, und endet als motorischer Nerv im Sternocleidomastoideus und Cucullaris (Fig. 190). Der letztere große Muskel erhält aber für seine akromiale Portion motorische Äste vom Cervicalgeflecht. *Äußerer Ast.*

Pathologisches: — Reizungen — des äußeren Astes zeigen sich als klonische und tonische Krämpfe der genannten Muskeln (meist einseitig). Ist der Zweig für den Sternocleidomastoideus allein affiziert, so folgt bei klonischem Krampfe der Kopf dem Zuge dieses Muskels. Ist das Leiden doppelseitig, so erfolgt der Zug meist alternierend, viel seltener ist die Wirkung doppelseitig, so daß der Kopf die Nickbewegung vollführt. — Bei dem Zuckungskrampfe des Cucullaris wird der Kopf nach hinten und seitwärts gezogen; die Scapula folgt meist dem Zuge der am heftigsten ergriffenen Bündel dieses Muskels. — Tonische Contractionen des Kopfnickers bedingen die charakteristische Stellung des Caput obstipum (spasticum); analoge Krämpfe im Cucullaris befallen meist nur einzelne Teile des Muskels, die dann natürlich je eine besondere Stellung des Kopfes oder der Scapula bedingen. *Pathologisches: Klonischer Krampf.* *Tonischer Krampf.*

Bei Lähmung — eines Kopfnickers wird der Kopf durch das Übergewicht des Muskels der anderen Seite nach dieser letzteren hingezogen (Torticollis paralyticus). — Die Lähmung des Cucullaris ist meist nur auf einzelne Teile beschränkt. *Lähmung.*

270. XII. Nervus hypoglossus.

Die Fasern des N. hypoglossus entspringen als Achsencylinderfortsätze der Ganglienzellen des Hypoglossuskerns (Fig. 186) in der Tiefe des untersten Teiles der Rautengrube; der Kern bildet eine Fortsetzung des Vorderhorns des Rückenmarks. Von der gegenüberliegenden Großhirnrinde treten Verbindungsfasern zu demselben. Die Kerne beider Seiten sind durch eine Commissur verbunden. *Anatomisches.*

An seiner Wurzel rein motorisch, ist er der Bewegungsnerv aller Zungenmuskeln einschließlich der Mm. geniohyoideus und thyreohyoideus. *Funktion.*

Der Stamm des N. hypoglossus verbindet sich: — 1. mit dem Ggl. cervicale supremum sympathici, wodurch ihm Vasomotoren zukommen, denn nach Durchschneidung des Hypoglossus (verbunden mit der des Lingualis) rötet sich die Zungenhälfte. — 2. Muskelgefühlsfasern treten in den Hypoglossus aus dem Gangl. nodosum und dem kleinen Ramus lingualis vagi, — ferner aus der Anastomose mit den Cervicalnerven und durch die mit dem Lingualis unter der Zunge. Nach Durchschneidung des Lingualis besitzt die Zunge noch ein dumpfes Gefühl. — 3. Die Ansa hypoglossi verbindet ihn mit den 2 oberen Cervicalnerven. Diese Verbindungen verlaufen weiter durch den Ramus descendens (durch den auch Muskelgefühlsfasern aus dem Lingualis niedersteigen) als motorische Zweige für den Sternohyoideus, Omohyoideus und Sternothyreoideus; die Reizung der Wurzeln des Hypoglossus wirkt auf die genannten Muskeln nur selten und in sehr geringem Grade. — (Vgl. § 217. I. 2.) *Verbindungen*

Doppelseitige Durchschneidung des Nerven lähmt die Zunge. Hunde können nicht mehr saufen, sie zerbeißen sich die schlaff herabhängende Zunge. Frösche, die mit der Zunge ihre Beute fangen, müssen verhungern; hängt die Zunge aus dem Maul hervor, so verhindert sie den Verschluß desselben und hierdurch ersticken die Tiere, welche nur beim Mundverschluß Luft in die Lungen pumpen können.

Pathologisches: — Bei einseitiger Lähmung des Hypoglossus ist die Spitze der in der Mundhöhle ruhig liegenden Zunge nach der gesunden Seite gerichtet, weil der Tonus der ungelähmten Longitudinalfasern die gesunde Seite etwas verkürzt. Wird jedoch *Pathologisches.*

die Zunge herausgestreckt, so weicht die Spitze nach der gelähmten Seite hin. Dies wird bedingt durch die von der Mitte (Spina mentalis interna) nach hinten und außen verlaufende Richtung des M. genioglossus, dessen Zugrichtung die Zunge natürlich folgen muß. — Zungenlähmung bewirkt Störungen der Sprache (§ 239), erschwert das Kauen, hindert die Bissenbildung und das Schlucken im Munde. Wegen der mangelhaften Reibebewegung der Zunge ist der Geschmack stumpf.

Zungenlähmungen.

Zungenkrämpfe.

Krämpfe der Zunge — sind meist reflektorischen Ursprungs und jedenfalls äußerst selten. Es sind auch Fälle idiopathischen Zungenkrampfes beschrieben, wobei die Zunge mit großer Gewalt bewegt wurde: die Stelle der Reizung lag entweder in der Hirnrinde oder in der Medulla oblongata.

271. Die Rückenmarksnerven.

Anatomisches.

Die 31 Spinalnerven entspringen jeder mittelst einer vorderen und hinteren Wurzel vom Rückenmarke. Die Fasern der vorderen Wurzel entspringen als Achsencylinderfortsätze der Ganglienzellen der Vorderhörner. Über die Leitungsbahnen von der Hirnrinde her (Pyramidenbahn) vgl. § 292. — Die Fasern der hinteren Wurzel entspringen aus den Ganglienzellen des Spinalganglions. Jede dieser Ganglienzellen gibt einen Fortsatz ab, der sich sofort in zwei Äste teilt: der eine verläuft in die Peripherie zu dem innervierten Gebiet, der andere tritt als hintere Wurzelfaser ins Rückenmark ein. Hier enden die Fasern in der grauen Substanz, und zwar entweder in der Nähe ihrer Eintrittsstelle oder erst nachdem sie durch den ganzen Hinterstrang aufwärts gelaufen sind, am Nucleus gracilis und cuneatus der Medulla oblongata (vgl. das Nähere § 278). — Über den Verlauf der sensiblen Bahn zur Hirnrinde vgl. § 292. — Die beiden Wurzeln legen sich innig aneinander und bilden noch innerhalb des Wirbelkanales einen gemischten „Stamm“. Die aus dem Stamme heraustretenden beiden „Äste“ sind stets aus den Fäden beider Wurzeln gemischt.

Die von dem Spinalganglion in das Rückenmark hineinwachsenden Wurzeln gehen nicht allein in das ihnen entsprechende Rückenmarkssegment, sondern sie wachsen in andere Rückenmarkssegmente hinein und verbinden sich so mit vielen Segmenten; die motorischen Wurzeln sind in ihrem Rückenmarkssegmente allein lokalisiert. Über das periphere Verhalten s. pag. 637 u. 638 (*Sherrington*[111]).

Bellsches Gesetz.

Charles Bell entdeckte (1811, vgl. *Bickel*[112]) das nach ihm benannte Gesetz, daß die vorderen Wurzeln die motorischen (besser: centrifugalen), — die hinteren die sensiblen (besser: centripetalen) Fasern enthalten.

Rückläufige Sensibilität.

Magendie fand (1822) jedoch die merkwürdige Tatsache, daß innerhalb der vorderen Wurzel der Warmblüter (nicht des Frosches) ebenfalls sensible Fasern enthalten sind, so daß also Reizung derselben Schmerzen bewirkt. Dies rührt daher, daß von der sensiblen Wurzel, nach der Vereinigung beider, Fasern in die vordere centralwärts verlaufen; man nennt diese Erscheinung die „rückläufige Sensibilität“ (Sensibilité récurrente). Es hört daher sofort die Sensibilität der vorderen Wurzel auf, sobald die hintere durchschnitten ist. Mit dem hierdurch entstandenen Verlust der Sensibilität der vorderen Wurzeln erlischt auch die der Oberfläche des Rückenmarkes im Umkreise der Wurzel. Längere Zeit nach Durchschneidung der vorderen Wurzel [wenn bereits die Entartung (§ 245. 4) eingetreten ist] findet man daher in ihrem peripheren Ende eine Anzahl nicht entarteter, in ihrem centralen Stumpfe jedoch einige entartete Fasern: es sind dies die rückläufigen Fasern aus der hinteren Wurzel, die ihr trophisches Centrum, wie die anderen hinteren Wurzelfasern auch, im Spinalganglion haben.

Der Übertritt der sensiblen Fasern in die motorische Wurzel erfolgt entweder am Vereinigungswinkel beider Wurzeln, oder in den Plexus, oder in der Nähe der peripheren Endausbreitung. So treten auch in mehrere motorische Kopfnervenäste von der Peripherie her centralwärts laufende sensible Fasern ein (pag. 622). Auch in die Stämme sensibler Nerven können sogar sensible Zweige anderer sensibler Nerven eintreten. Hierdurch erklärt sich die merkwürdige Beobachtung, daß nach Durchschneidung eines Nervenstammes (z. B.

des Medianus) seine peripheren Enden noch empfindlich sind. Das geschilderte Verhältnis läßt sich am einfachsten so ausdrücken: auch das Gewebe der motorischen und sensiblen Nerven enthält (wie die meisten Gewebe des Körpers) sensible Nerven.

Reflexe.

Zieht man endlich noch die Tatsache in Betracht, daß Reizung der hinteren Wurzeln durch die graue Substanz des Rückenmarks hindurch auf die vorderen Wurzeln übertragen wird (Reflex) (vgl. § 275), so erklären sich aus dem *Bell*schen Gesetz unter Berücksichtigung der rückläufigen Sensibilität und der Reflexübertragung ohne weiteres die Resultate der Reizungs- und Durchschneidungsversuche an den Wurzeln: — 1. Im Momente der Durchschneidung der vorderen Wurzel entsteht eine Zuckung [mechanischer Reiz der motorischen Fasern] in den von dieser Wurzel versorgten Muskeln. — 2. Es entsteht aber auch Schmerzempfindung („rückläufige Sensibilität"). — 3. Nach der Durchschneidung sind die zugehörigen Muskeln gelähmt. — 4. Reizung des peripheren Stumpfes der vorderen Wurzeln bewirkt (in der ersten Zeit nach der Operation) Contraction der Muskeln (eventuell auch Schmerzempfindung wegen der rückläufigen Sensibilität). — 5. Reizung des centralen Stumpfes ist ganz erfolglos. — 6. In den gelähmten Körperteilen ist das Gefühl völlig erhalten. — 7. Im Momente der Durchschneidung einer hinteren Wurzel entsteht lebhafter Schmerz. — 8. Zugleich entsteht eine reflektorisch ausgelöste Bewegung. — 9. Nach der Durchschneidung sind alle von der durchschnittenen Wurzel versorgten Gegenden gefühllos. — 10. Reizung des peripheren Stumpfes der durchschnittenen Wurzel ist ohne allen Erfolg. — 11. Reizung des centralen Stumpfes bewirkt Schmerz und reflektorische Bewegungen. — 12. In den gefühllosen Teilen (z. B. den Extremitäten) ist die Bewegung völlig erhalten.

Spezielle Ableitungen aus dem Bellschen Gesetze.

Entartung nach Wurzeldurchschneidung.

Nach *Waller* (vgl. § 245. 4.) entartet nach Durchschneidung der vorderen Wurzel stets das periphere Stück; die Durchschneidung der hinteren Wurzel vor oder hinter dem Ganglion läßt diejenigen Faserstrecken unverändert, welche mit dem Ganglion in Verbindung geblieben sind, die abgetrennten entarten. Danach sind die Ganglienzellen des Vorderhorns die Ursprungszellen der Fasern der vorderen Wurzel, die Ganglienzellen des Spinalganglions die Ursprungszellen der Fasern der hinteren Wurzel.

Nach Durchschneidung der hinteren Wurzel oder der peripheren Nerven bilden sich aber auch Degenerationserscheinungen an den Zellen des Spinalganglions (*Kleist*[113]) aus und im Anschluß daran Degenerationen in den noch mit dem Spinalganglion zusammenhängenden Nervenfasern. Die letzteren treten aber viel später auf als die oben besprochene sekundäre Degeneration der vom Spinalganglion getrennten Nervenfasern (*Köster*[114]).

Ataktische Bewegungen gefühlloser Glieder.

Nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln (z. B. der Nerven einer Extremität) haben zwar die Muskeln ihre Bewegung behalten, allein man erkennt charakteristische Störungen der letzteren. Das Tier führt die Bewegungen in einer scheinbar ungeschickten Weise (schleuderndes Hüpfen, gespreizte Gangart etc.) aus, der die Harmonie und gleichmäßige Eleganz abgeht („centripetale Ataxie", *H. E. Hering*[115]). Eingehend sind die Störungen der Bewegung, welche beim Affen nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln sämtlicher Nerven einer Vorderextremität auftreten, von *H. Munk*[116] untersucht worden. Hunde, denen *Landois* die hinteren Wurzeln beiderseits für die Hinterbeine durchschnitten hatte, zeigten (nach völliger sonstiger Herstellung) auch Schwierigkeiten in der Balancierung des Hinterkörpers, der beim Laufen oder Schwanzwedeln oft umsank. *Trendelenburg*[117] untersuchte die entsprechenden Erscheinungen bei Vögeln. — Tiere mit erloschener Sensibilität einzelner Extremitäten verharren mit denselben oft in ganz abnormen Lagen, aus denen das fühlende Tier dieselben sofort herausbringen würde. Auch bei Menschen mit entarteten peripheren Enden der Hautnerven beobachtet man analoge ataktische Bewegungsstörungen (vgl. auch pag. 668). — Es kann sogar unter Umständen zum Ausfall von Bewegungen kommen nach Durchschneidung sensibler Nerven gewisser Regionen; bei Einhufern sah man Unbeweglichkeit der Oberlippe nach Resektion des Infraorbitalis (*Pineles*[118]), — Unbeweglichkeit der Kehlkopfseite nach Durchtrennung des Laryngeus

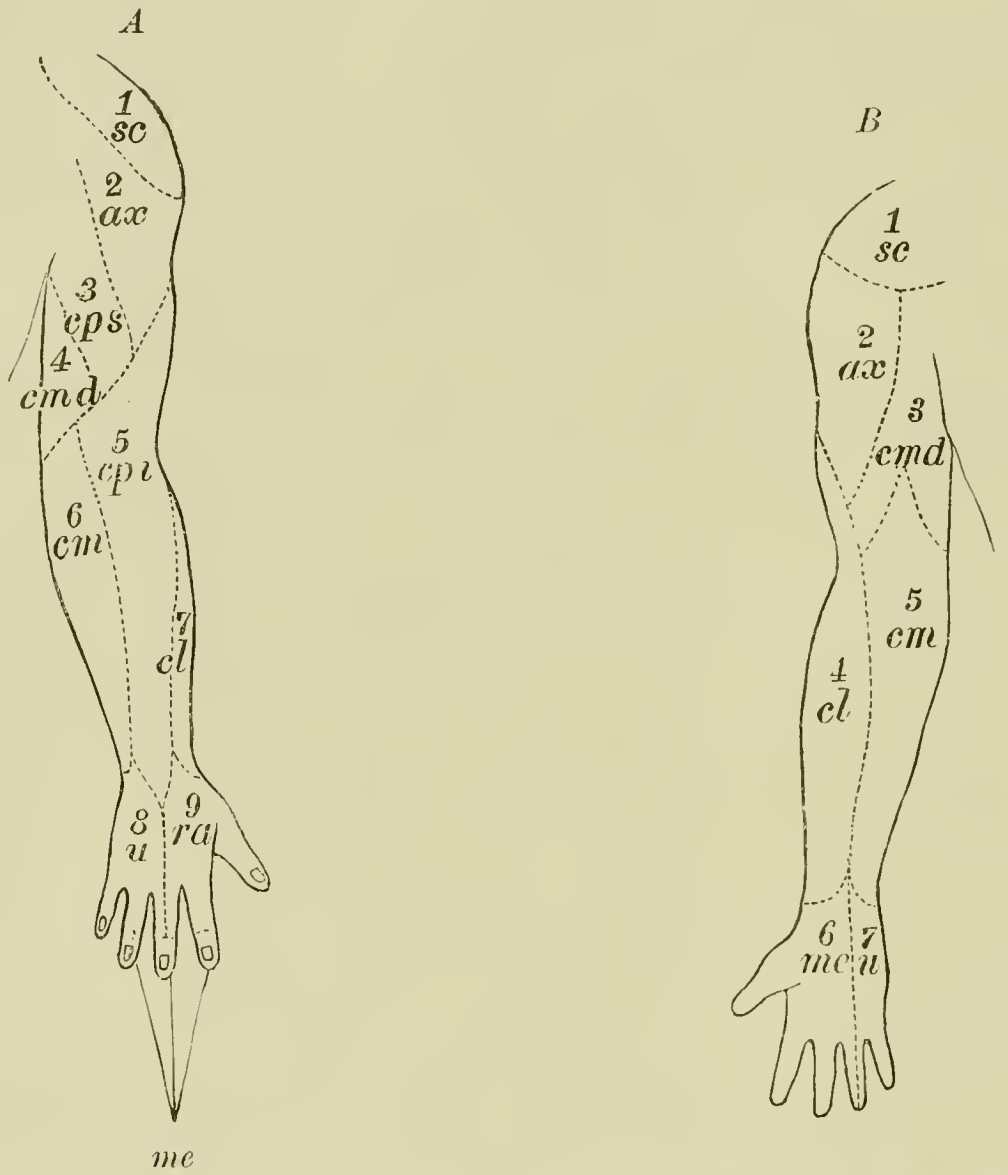
superior (*Exner*[119]). — Diese Beobachtungen zeigen, daß für die normale Ausführung der Bewegungen die ununterbrochene Zuführung centripetaler Eindrücke (Tastempfindungen, Muskelgefühl, Gelenksensibilität) unerläßlich ist (Sensomobilität von *Exner*[119]). Die ataktischen Erscheinungen können sich allmählich zurückbilden; werden in diesem Stadium der Kompensation die sensomotorischen Hirnrindenzonen exstirpiert, so treten die geschwundenen ataktischen Erscheinungen von neuem auf, ohne je wieder zurückzugehen (*Bickel*[120]).

Sensomobilität.

Harless[121] (1858), *Cyon*[122] u. a. haben die (jedoch von *v. Bezold* u. *Uspensky*[123], *Grünhagen*[124] u. *Heidenhain*[125] bestrittene) Beobachtung gemacht, daß die vorderen Wurzeln einen höheren Grad der Erregbarkeit besitzen, solange die hinteren intakt und erregbar sind, — daß dieselben aber die Zeichen geringerer Erregbarkeit darbieten, sobald die hinteren Wurzeln durchschnitten sind. Zur Erklärung dieser Erscheinung muß man annehmen, daß im intakten Körper durch die hinteren Wurzeln fort und fort

Erregbarkeitssteigerung der vorderen Wurzeln durch die hinteren.

Fig. 191.



Verteilung der Hautäste an der oberen Extremität (nach *Henle*).

A. Dorsale Fläche der oberen Extremität. *1. sc* = Nn. supraclaviculares. *2. ax* = N. axillaris. *3. cps* = N. cutaneus posterior superior n. radialis. *4. cmd* = N. cutaneus medialis s. internus. *5. cpi* = N. cutaneus posterior inferior n. radialis. *6. cm* = N. cutaneus medius s. internus major. *7. cl* = N. cutaneus lateralis s. externus. *8. u* = N. ulnaris. *9. ra* = N. radialis. *10. me* = N. medianus.

B. Volare Fläche der oberen Extremität. *1. sc* = Nn. supraclaviculares. *2. ax* = N. axillaris. *3. cmd* = N. cutaneus medialis s. internus. *4. cl* = N. cutaneus lateralis s. externus. *5. cm* = N. cutaneus medius s. internus major. *6. me* = N. medianus. *7. u* = N. ulnaris.

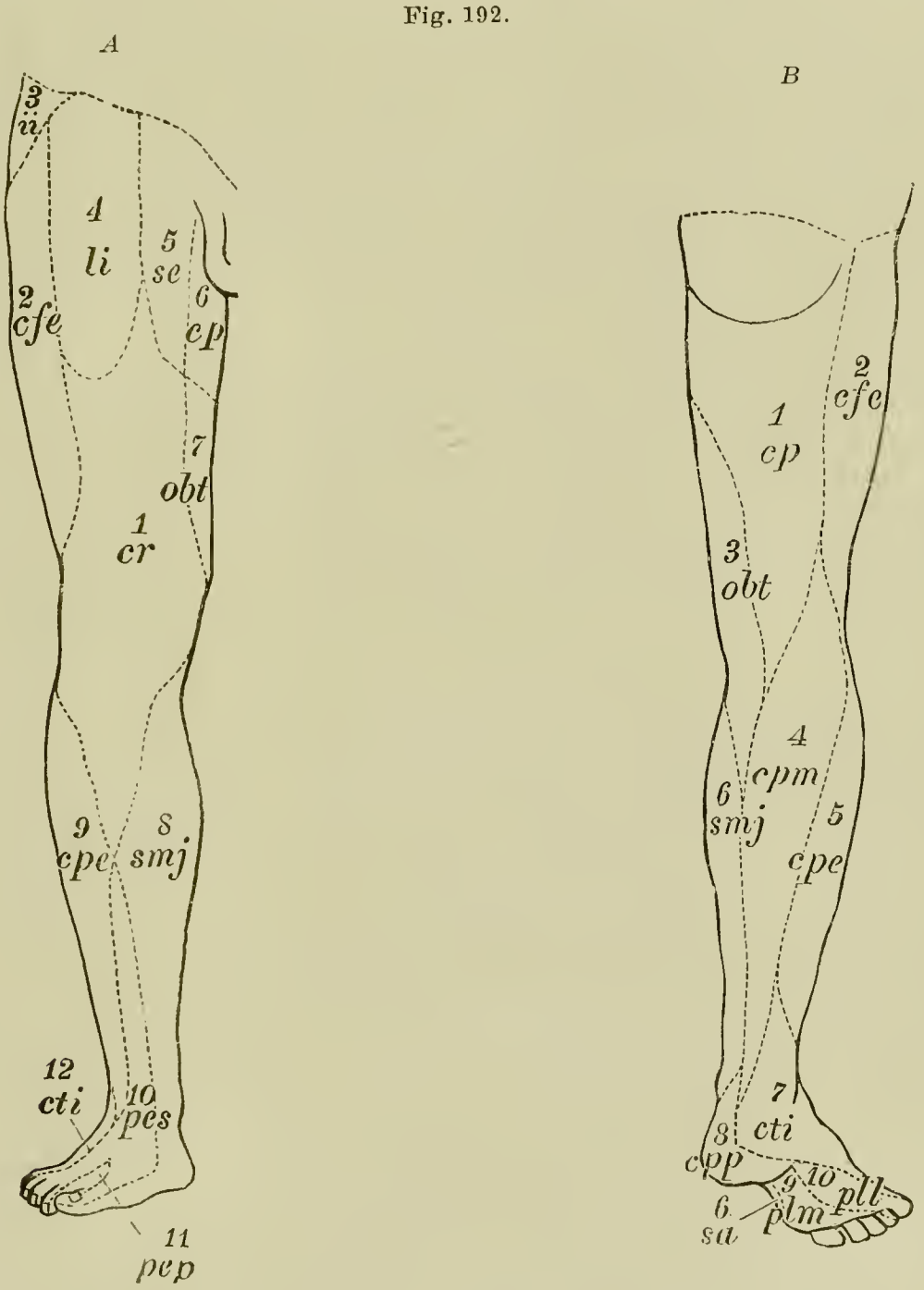
eine Reihe geringer Reize zufließt (durch Berührung, Lage, Temperaturreinwirkung auf die Körperteile u. dgl.), welche durch das Rückenmark reflektorisch auf die motorischen Wurzeln übertragen werden, so daß es nunmehr nur eines geringeren Reizes bedarf, um die vorderen Wurzeln zu erregen, als wenn dieser reflektorische Impuls der hinteren Wurzeln zur Steigerung der Erregbarkeit wegfällt. Denn offenbar braucht der Reiz zur Erregung einer bereits schwach erregten Nervenfaser nur niedriger zu sein als bei einer nicht erregten, da sich im ersteren Falle der auslösende Reiz zu der beständig wirksamen Erregung hinzu addiert (vgl. pag. 653). — *Bräunig*[126] fand nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln degenerative Veränderungen in den Vorderhornzellen und weiterhin auch degenerierte Fasern in den vorderen Wurzeln.

Die vorderen Wurzeln — der Spinalnerven enthalten folgende centrifugalleitende Fasern: *Verbreitung der vorderen Wurzeln.*

1. Die motorischen Fasern für alle willkürlich bewegten quergestreiften Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten. Jeder Muskel erhält stets aus mehreren vorderen Wurzeln (nicht aus einer einzigen) seine motorischen Fäden, während jede Wurzel einer zusammengehörigen Muskelgruppe Äste zuerteilt.

Die Versuche, welche *Ferrier* u. *Yeo*[127] an den vorderen Wurzeln bei Affen anstellten, haben demgemäß gezeigt, daß Reizung einer jeden Wurzel (im Plex. brachialis und lumbosacralis) eine synergische, koordinierte Bewegung auslöste. Die Durchschneidung einer Wurzel

Fig. 192.



Verteilung der Hautäste an der unteren Extremität (nach *Henle*).

A. Vorderfläche. *1*. N. cruralis. *2*. N. cutaneus femoris externus s. lateralis, *Henle*. *3*. N. ilioinguinalis. *4*. N. lumbo-inguinalis. *5*. N. spermaticus externus. *6*. N. cutaneus posterior. *7*. N. obturatorius. *8*. N. saphenus major (N. cruralis). *9*. N. communicans peronei s. fibularis. *10*. N. peroneus superficialis. 11. N. peroneus profundus. *12*. N. communicans tibialis s. suralis.

B. Hinterfläche. *1*. N. cutaneus posterior. *2*. N. cutaneus femoris externus s. lateralis, *Henle*. *3*. N. obturatorius. *4*. N. cutaneus femoris posterior medius (N. peronei). *5*. N. communicans peronei s. fibularis. *6*. N. saphenus major (N. cruralis). *7*. N. communicans tibialis s. suralis. *9*. N. cutaneus plantaris proprius (N. tibialis). *9*. N. plantaris medialis (N. tibialis). *10*. N. plantaris lateralis (N. tibialis).

hatte auch keine völlige Lähmung der bei jener kombinierten Bewegung beteiligten Muskeln zur Folge, sondern diese hatten nur an Kraft Einbuße erlitten. Diese Versuche bestätigen die pathologischen Erfahrungen beim Menschen. — Die Fasern für funktionell zusammengehörende Muskelgruppen (z. B. für Beuger, Streeker) entspringen aus besonderen, abgegrenzten Bezirken des Rückenmarkes.

2. Die motorischen Fasern für eine Anzahl mit glatten Muskelfasern versehener Organe: für die Harnblase (§ 181), die Samenleiter, den Uterus, die Haut.

3. Die motorischen Fasern für die glatten Muskeln der Gefäße: die Vasomotoren (§ 284).

4. Hemmungsfasern für die Contraction der Gefäßmuskeln (nur zum Teil bekannt): Vasodilatatoren (§ 285) (verlaufen zum Teil durch die hinteren Wurzeln, s. unten).

5. Sekretionsfasern für den Schweiß (§ 188. II).

In den Verlauf der Fasern 2.—5. sind sympathische Ganglienzellen eingeschaltet, vgl. § 272.

6. Die (event.) trophischen Fasern der Gewebe (§ 258. I. c.).

Verbreitung der hinteren Wurzeln.

Die hinteren Wurzeln — enthalten die sensiblen Nerven (für Druckempfindung, Kälte- und Wärmeempfindung, Schmerz, Muskelgefühl) der Haut und der inneren Gewebe. Ausgenommen ist der Vorderkopf, das Gesicht und die inneren Teile des Kopfes (siehe Kopfnerven). — Durch die hinteren Wurzeln werden auch die reflexauslösenden Reize dem Rückenmarke zugeführt.

Jede sensible Wurzel gibt an verschiedene periphere Nerven Fäden ab. Jeder hinteren Wurzel entspricht ein umschriebenes Hautgebiet, die Hautgebiete benachbarter Wurzeln überlagern sich jedoch zum Teil, so daß wahrscheinlich jede Hautstelle von mindestens zwei Wurzeln innerviert wird. So wird z. B. die Brustwarze von der 4. und von der 3. und 5. sensiblen Thorakalwurzel mit Gefühlsfasern versorgt. Etwas greifen sogar die Bezirke über die Mittellinie von Bauch und Rücken über und ineinander. Die Verbreitungsbezirke der sensiblen Wurzeln auf der Haut und die Verbreitungsbezirke der entsprechenden, aus demselben Rückenmarkssegment entspringenden motorischen Wurzeln in der Muskulatur fallen keineswegs zusammen, sondern weichen oft weit voneinander ab. Dagegen entspringen die sensiblen Nervenfasern, welche im Muskel selbst enden, stets aus den Spinalganglien genau desselben Segments, aus welchem die motorischen Fasern für den Muskel herkommen (*Sherrington*[111]).

In Fig. 191 und 192 sind die Verbreitungsbezirke der Gefühlsnerven der Extremitäten, Fig. 189, pag. 618 die der sensiblen Rückenmarkszweige am Kopfe verzeichnet.

Gefühlsnerven der Eingeweide.

Es erhalten ihre sensiblen Nerven: Herz und Lungen vom Vagus und den oberen Dorsalnerven, — Magen, Dünndarm, Leber, Milz, Pankreas vom Vagus und den mittleren, unteren Dorsal- und oberen Lumbalnerven, — Nebennieren, Nieren, Hoden (Ovarien, Uterus) von den mittleren und unteren Dorsal- und oberen Lumbalnerven, Rectum, Prostata, Penis (Uterus, Vagina) von den Sacralnerven und dem Plexus hypogastricus (vom unteren Dorsal- und oberen Lumbalmark) (*Edgeworth*[128]).

Ausnahmen vom Bell-schen Gesetz.

Beim Huhn treten merkwürdigerweise wenige motorische Fasern, welche aus den lateralen Ganglienzellen des Vorderhorns stammen, durch die hinteren Wurzeln (!) aus, sie ziehen durch das Spinalganglion, ohne sich mit den Zellen desselben zu verbinden (*S. Ramón y Cajal*[129], *Lenhossék*[130], *van Gehuchten*[131]), — ebenso auch bei einigen Fischen, — überaus selten auch beim Frosch (*Horton-Smith*[132], *Wana*[133]), — ferner beim Hunde und der Katze Vasodilatatoren für Vorder- und Hinterbein (*Stricker*[134], *Gaertner*[135], *Morat*[136], *Hasterlik* u. *Biedl*[137], *Bayliss*[138]), beim Frosche Bewegungsnerven für die glatten Muskeln des Verdauungsrohres und der Harnblase (*Steinach* u. *Wiener*[139]).

272. Das sympathische (autonome) Nervensystem.[140]

Die vom Gehirn und Rückenmark entspringenden Nervenfasern, die zu der quergestreiften, willkürlichen Muskulatur gehen (animales Nervensystem) verlaufen nach ihrem Abgang vom Centralnervensystem ohne

Unterbrechung zu den innervierten Muskeln hin. Diejenigen Nervenfasern dagegen, die zu glatten, unwillkürlichen Muskeln, zu den Muskeln des Herzens und zu den Drüsen verlaufen (vegetatives Nervensystem), erfahren sämtlich noch nach ihrem Abgang vom Centralnervensystem eine Unterbrechung durch eingeschaltete Ganglienzellen. Die Gesamtheit dieser Ganglienzellen mit den zu ihnen verlaufenden und von ihnen ausgehenden Fasern wird als sympathisches Nervensystem bezeichnet. Dieser Begriff deckt sich keineswegs mit dem anatomischen Begriff des Nervus sympathicus und der in seinem Verlaufe liegenden Ganglien; zum sympathischen Nervensystem im weitesten Sinne gehören vielmehr auch Ganglien, die entfernt vom Grenzstrange des Sympathicus liegen. Um Verwechslungen zu vermeiden, bezeichnet man daher nach einer von *Langley*[141] vorgeschlagenen Benennung das sympathische System im weitesten Sinne auch als das autonome System. Dieses umfaßt also alle Ganglienzellen, die in den Verlauf von Nervenfasern eingeschaltet sind, welche glatte Muskeln, die Muskeln des Herzens und der Drüsen versorgen; der Grenzstrang des Sympathicus mit seinen Ganglien bildet nur einen Abschnitt dieses Systems. — Die vom Centralnervensystem entspringenden, zu sympathischen Ganglien hin verlaufenden Nervenfasern werden als präganglionäre Fasern, die von den sympathischen Ganglienzellen entspringenden, zu dem innervierten Gebiet hin verlaufenden Fasern werden als postganglionäre Fasern bezeichnet. Die Bahn vom centralen Nervensystem bis zum innervierten Gebiet hin ist immer nur an einer Stelle durch Einschaltung einer sympathischen Ganglienzelle unterbrochen, eine mehrfache Unterbrechung durch hinter einander geschaltete Ganglien kommt nicht vor.

Sympathisches

oder autonomes System.

Präganglionäre,

postganglionäre Fasern.

Über die Frage, ob und an welcher Stelle Ganglienzellen in den Verlauf der sympathischen Fasern eingeschaltet sind, geben Versuche an Tieren nach Vergiftung mit Nicotin oder nach Auftragung von Nicotinlösung auf die Ganglien selbst Aufschluß: durch das Nicotin werden die sympathischen Ganglienzellen (nach kurzer vorhergehender Erregung) gelähmt, Reizung der Ganglien sowie der präganglionären Fasern ist nunmehr erfolglos, während Reizung der postganglionären Fasern nach wie vor wirksam ist (*Langley* u. *Dickinson*[142]) (vgl. pag. 613).

Wirkung des Nikotins auf die sympathischen Ganglien.

Eine ähnliche Unterbrechung wie durch Nicotin erfahren die sympathischen Bahnen beim Tode des Tieres, da die Ganglienzellen der sympathischen Ganglienzellen (Gangl. cervicale sup., Gangl. ciliare, vgl. pag. 613) schnell absterben. Reizung der präganglionären Fasern ist dann erfolglos, während die postganglionären Fasern noch reizbar sind (*Langendorff*[28]).

Das sympathische System enthält auch centripetale Nervenfasern (*Langley* u. *Anderson*[143]), die durch die hinteren Wurzeln in das Rückenmark eintreten; das anatomische Verhalten dieser Bahnen ist aber nicht genau bekannt.

Centripetale sympathische Fasern.

Nach den Abschnitten des centralen Nervensystems, aus denen die präganglionären Fasern des autonomen Systems entspringen, wird dieses in die folgenden Abschnitte eingeteilt: I. Sympathisches System im engeren (anatomischen) Sinne: Grenzstrang des Sympathicus. Der Ursprung der präganglionären Fasern liegt im Dorsal- und Lumbarmark. — II. Parasympathische Systeme. Unter dieser Bezeichnung werden zweckmäßig alle andern autonomen Systeme, die also nicht aus dem Dorsal- und Lumbarmark entspringen, zusammengefaßt. Sie haben gewisse Eigenschaften gemeinsam und stehen andererseits in einem gewissen Gegensatz zu dem sympathischen System im engeren Sinne. Die präganglionären Fasern dieser Systeme entspringen — A. im Mittelhirn: Mittelhirnsystem; — B. in der Medulla oblongata: Bulbäres System; — C. im Sakralmark: Sakrales System. — Endlich faßt *Langley* noch die Plexus des Darmkanals als ein besonderes System: enteric system, zusammen.

Einteilung des autonomen Systems.

Autonomes Nervensystem.

(Sympathisches System im weitesten Sinne.)

Sympathisches System im engeren Sinne.

I. Sympathisches System im engeren (anatomischen) Sinne: Grenzstrang des Sympathicus.

Die präganglionären Fasern entspringen aus dem Dorsal- und Lumbarmark. Die obere Grenze ist für den Menschen und alle untersuchten Tierarten der oberste Brustnerv, die untere Grenze variiert etwas nach der Tierart, sie erstreckt sich z. B. beim Kaninchen bis zum 5. und 6. Lumbalnerven, beim Menschen nur bis zum 2. oder 3. Lumbalnerven (*Harman*[144]). Aus dem Cervicalmark entspringen keine präganglionären Fasern für sympathische Systeme. Die präganglionären Fasern verlassen das Rückenmark mit den vorderen Wurzeln und gelangen durch die weißen Rami communicantes s. viscerales in den Sympathicus. Hier verlaufen sie eine Strecke weit auf- oder abwärts, und zwar verlaufen die Fasern aus den obersten 6 Brustnerven nur aufwärts, die aus dem 7. bis 10. sowohl auf- wie abwärts, die aus den tieferen Spinalnerven entspringenden Fasern nur abwärts. Schließlich enden die Fasern an sympathischen Ganglienzellen, und zwar: — a) an den sympathischen Ganglienzellen

Vertebrale,

der vertebralen Ganglien des Grenzstrangs selbst, — b) sie verlaufen ohne Unterbrechung durch den Grenzstrang, treten also noch als präganglionäre Fasern aus ihm aus und enden an den Ganglienzellen der

prävertebrale Ganglien.

sogenannten prävertebralen Ganglien, z. B. des Ganglion solare, des Ganglion mesentericum sup. und inf. oder an noch weiter in der Peripherie, in dem innervierten Gebiet selbst gelegenen zerstreuten Ganglienzellen. Die postganglionären Fasern verlaufen — a) mit den sympathischen Geflechten zu dem innervierten Gebiet, — b) oder sie treten in die Bahn von Spinalnerven und verlaufen mit diesen zu dem innervierten Gebiet. Dieser Übertritt in die Bahn eines Spinalnerven erfolgt entweder durch einen grauen Ramus communicans (der überhaupt nur postganglionäre Fasern enthält) oder auch durch einen weißen Ramus communicans (der dann also zugleich präganglionäre weiße und postganglionäre graue Fasern enthält).

A. Kopf- und Halsteil des Sympathicus.

Sämtliche Fasern des Halssympathicus entstammen dem 1. bis 7. Brustnerven; sie endigen sämtlich an den Ganglienzellen des Gangl. cervicale super. Die postganglionären Fasern verlaufen entweder in den sympathischen Geflechten oder in der Bahn verschiedener Hirn- und Rückenmarksnerven zu den innervierten Bezirken.

Motorische Fasern für den Dilatator pupillae,

1. Motorische Fasern für gewisse Augenmuskeln:

a) für den M. dilatator pupillae (vgl. Ggl. ciliare, § 263. I. und Iris, § 305). Die präganglionären Fasern verlaufen durch den 1. bis 3. Dorsalnerven (Katze) in den Grenzstrang. Die normale Erregung dieser Fasern findet bei Verdunkelung der Netzhaut statt. (Über den Ursprung dieser Fasern aus dem Centralorgan wird § 277, 1 und § 280, 9 gehandelt.)

Nach Abtrennung des Halssympathicus vom Rückenmark degeneriert der distale Stumpf, aber nur bis zum oberen Halsganglion; nach Exstirpation des Ganglions oder nach Durchschneidung der aus ihm kopfwärts abgehenden Nervenfasern degenerieren dagegen auch diese völlig.

b) für die *H. Müller*schen glatten Muskeln der Orbita und der Lider. Die präganglionären Fasern verlaufen durch den 1. bis 5. Dorsalnerv (Katze). *für die H. Müller-schen Muskeln.*

Die Membrana orbitalis, welche die Augenhöhle von der Schläfengrube bei Tieren abgrenzt, enthält zahlreiche glatte Muskelfasern (M. orbitalis). Auch die beim Menschen derselben entsprechende Membran der Fissura orbitalis inferior hat eine 1 *mm* dicke, meist der Länge nach durch die Spalte verlaufende Muskelschicht. Ferner haben beide Lider glatte Muskelfasern, welche sie verschmälern; im oberen Lide verlaufen sie wie eine Verlängerung des Levator palpebrae superioris, im unteren liegen sie dicht unter der Conjunctiva. Auch die *Tenon*sche Kapsel enthält glatte Muskelfasern. Alle diese Muskeln innerviert der Sympathicus (den M. orbitalis zum Teil vom Ggl. sphenopalatinum aus vgl. pag. 616), bei Tieren auch noch den Zurückzieher der Palpebra tertia am inneren Augenwinkel.

Reizung des Sympathicus erweitert daher die Pupille und Lidspalte und drängt den Bulbus hervor. Diese Reizung kann auch reflektorisch durch heftige Erregung von sensiblen Nerven stattfinden; nach *Karplus* u. *Kreidl*[145] liegt das Reflexcentrum für diese Erregung des Halssympathicus durch Schmerzreize im Zwischenhirn. Auch lebhafte Erregung der Nerven der Geschlechtsorgane hat die angegebenen Erscheinungen am Auge in mäßiger Stärke zur Folge. Vielleicht gehört hierher auch das Weitsein der Pupillen bei Wurmreiz im Darme kleiner Kinder. Reizung des Rückenmarks (Sympathicusursprung) im Starrkrampf erweitert gleichfalls die Pupillen. — Durchschneidung des Sympathicus verengt die Pupille und die Lidspalte, läßt den Bulbus zurücksinken und die Palpebra tertia bei Tieren schlaff hervortreten.

2. Vasomotorische Fasern für die Gefäße des äußeren Ohres und der Gesichtsseite, — der Paukenhöhle, — der Conjunctiva, — Iris, — Chorioidea, Retina (vgl. Ggl. ciliare, pag. 613), — der Speicheldrüsen, des Schlundes, Kehlkopfes, der Schilddrüse, — des Gehirnes und der Hirnhäute (vgl. § 284), entstammend dem 1. bis 5. Dorsalnerven. *Vasomotoren.*

Reizung des Sympathicus bedingt daher Verengerung der Gefäße der versorgten Gebiete (besonders deutlich am Ohr des Kaninchens); Durchschneidung Erweiterung derselben.

Die Erscheinungen der Sympathicuslähmung am Auge und den Kopfgefäßen sind stärker ausgeprägt nach Exstirpation des oberen Halsganglions, als wenn nur der Halssympathicus durchschnitten ist: diese Beobachtung ist als Beweis für eine tonische Wirksamkeit des oberen Halsganglions betrachtet worden. *P. Schultz* konnte allerdings diese Angaben nicht bestätigen. — Einige Zeit nach der Exstirpation des oberen Halsganglions können die Erscheinungen der Sympathicuslähmung schwinden und an ihre Stelle die Zeichen einer meist nur mäßigen, beim narkotisierten Tier dagegen sehr starken Sympathicusreizung treten: paradoxe Pupillenerweiterung (*Langendorff*[146]). Diese Erscheinung wird von *Langendorff* zurückgeführt auf eine Reizung infolge der in den postcellulären Nerven des Ganglions sich abspielenden Degenerationsvorgänge. *Tonische Wirkung des oberen Halsganglions.*

Die nach Durchschneidung des Sympathicus auftretenden Erscheinungen am Auge und den Gefäßen werden sogar noch jahrelang nach der Operation beobachtet (*Langendorff*[146] [beim Hund], *Jonnesco* u. *Floresco*[147] [beim Menschen]).

Nach Durchschneidung des Halssympathicus beobachtete man Vergrößerung des Ohres (*Bidder*[148], *Stirling*[149]) und schnelleren Haarwuchs (*Schiff*[150], *S. Mayer*[151]), Hypertrophie der Muscularis der Venen, des Knorpels und der Lederhaut bei gleichzeitiger Atrophie der Epidermis (*Zechanowitsch*[152]), — ferner Verkleinerung der gleichseitigen Hirnhemisphäre (*Brown-Séquard*[153]).

3. Pilomotorische Fasern für die Haare an bestimmten Stellen des Kopfes, verschieden nach der Tierart (*Langley* u. *Sherrington*[154]), durch den 4.—7. Dorsalnerven austretend. *Pilomotorische,*

4. Sekretorische Fasern: *sekretorische Fasern.*

a) für die Speicheldrüsen [zusammen mit vasomotorischen, im 1. bis 5. Dorsalnerven austretend.] Über die Erfolge der Reizung dieser Fasern siehe § 98.

b) für die Schweißdrüsen am Kopfe (vgl. § 188. II).

c) für die Tränendrüsen *Wolferz*[155], *Demtschenko*[156], *Bechterew* u. *Mislawski*[157]) (vgl. § 293. II., Thal. opt.).

B. Brust- und Bauchteil des Sympathicus.

a) Fasern, welche in den vertebralen Ganglien des Grenzstrangs selbst unterbrochen sind:

Vasomotorische, 1. vasomotorische Fasern für die Haut der Extremitäten und des Rumpfes, vgl. § 284, aber auch vasodilatatorische Fasern, ? vgl. § 285.

pilomotorische, 2. pilomotorische Fasern für einen bandartigen Bezirk des Rückens nahe der Mittellinie, bei der Katze auch am ganzen Schwanz (*Langley*[154]).

sekretorische Fasern. 3. sekretorische Fasern für die Schweißdrüsen (*Langley*[158]), vgl. § 188. II.

b) Fasern, welche in den prävertebralen Ganglien unterbrochen sind: Gangl. solare s. coeliacum, Gangl. mesenteric. sup. und infer. Dazu kommt noch das Gangl. stellatum, welches als eine Verschmelzung der obersten 3 vertebralen Ganglien mit einem prävertebralen Ganglion aufgefaßt werden kann.

Fasern für das Herz, 1. Fasern für die Brusteingeweide; sie sind im Gangl. stellatum unterbrochen. Zum Herzen ziehen die accelerierenden und kraftsteigernden Fasern (vgl. § 46 u. 283), aus dem 1. bis 5. Brustnerven stammend, — *die Lungen,* zu den Lungen vasomotorische Fasern (vgl. § 268. 7 u. 284).

die Baucheingeweide, 2. Fasern für die Baucheingeweide. Die präganglionären Fasern treten aus 5. Dorsalnerven bis zum 2.—3. Lumbalnerven, passieren den Grenzstrang des Sympathicus ohne Unterbrechung und gehen als N. splanchnicus major und minor zum Plexus coeliacus s. solaris, wo die Ganglienzellen des Gangl. coeliacum und Gangl. mesenteric. sup. in den Verlauf eingeschaltet sind (*Langley*[159]). Zum Teil enden die Fasern aber auch erst an ganz peripher, im innervierten Gebiet gelegenen Ganglienzellen. Die postganglionären Fasern verlaufen mit den sympathischen Geflechten zu dem innervierten Bezirk hin. Sie enthalten: vasomotorische Fasern für alle Darmarterien und Venen, mit Einschluß der Pfortader (vgl. § 107 u. 284), — hemmende Fasern für die Darmbewegungen (vgl. § 107), — außerdem Fasern für das Pankreas, — die Leber, — die Niere.

Im N. splanchnicus verlaufen auch centripetale Fasern von den Unterleibsorganen in das Rückenmark.

Nach Exstirpation des Plexus coeliacus (beim Hunde) beobachtete *Popielski*[160]: flüssige Faeces, anfangs von blutiger, später von weißlicher Farbe, zuweilen mit Beimischung von großen Fetzen desquamierten Darmepithels, sehr übel riechend. Bei der Sektion fanden sich starke Hyperämie und Ekchymosen im Magen, Duodenum, oberen und unteren Teil des Dünndarms, oberen Teil des Dickdarms; im Magen und Dünndarm große Mengen blutig gefärbter Flüssigkeit; runde Geschwüre im Magen, Duodenum und im oberen Teil des Dünndarms; Atrophie der *Peyer*schen Plaques (vg. auch § 122). Da nach Durchschneidung der Nn. splanchnici derartige Erscheinungen nicht auftreten, so enthält der Plexus coeliacus nach *Popielski*[160] selbständige vasomotorische Centren für die Darmgefäße und Centren, welche die Darmbewegung sowie die Funktion des Sphincters des Ductus choledochus beeinflussen.

die Beckeneingeweide. 3. Fasern für die unteren Bauch- und die Beckeneingeweide. Die präganglionären Fasern treten aus in dem 1. bis 5. Lumbalnerven und enden an den Ganglienzellen des Gangl. mesenter. infer., ein Teil allerdings erst an peripheren Ganglienzellen des innervierten Gebietes. Die postganglionären Fasern vom Gangl. mesenter. infer. aus verlaufen in den Nn. hypogastrici. Das innervierte Gebiet umfaßt (*Langley* und *Anderson*[161]): das Colon descendens und das Rectum (§ 106), — die Blase (§ 181), — Samenleiter u. Samenblasen, — Uterus.

II. Parasympathische Systeme. (Vgl. *Müller* u. *Dahl*.[162]) *Parasympathische Systeme.*

A. Das Mittelhirnsystem. — Die präganglionären Fasern entspringen im Mittelhirn, verlaufen in der Bahn des N. oculomotorius und enden an den Ganglienzellen des Ganglion ciliare (vgl. pag. 613). Die postganglionären Fasern gehen in den Nn. ciliares breves zum Auge und versorgen dort mit motorischen Fasern den M. sphincter pupillae und den M. ciliaris (Akkommodationsmuskel). *Mittelhirnsystem.*

B. Das bulbäre System. — Die präganglionären Fasern entspringen aus der Medulla oblongata und verlaufen in der Bahn verschiedener Gehirnnerven, nämlich des *Bulbäres System.*

1. N. facialis. Die präganglionären Fasern verlaufen: *N. facialis.*

a) im N. petrosus superfic. major, sie enden an den Ganglienzellen des Gangl. spheno-palatinum (vgl. pag. 616). Die postganglionären Fasern enthalten

sekretorische und vasodilatatorische Fasern für die Schleimhaut der Nase, des Gaumens und des oberen Teiles des Rachens;

sekretorische Fasern für die Tränendrüsen (vgl. pag. 621).

b) in der Chorda tympani, sie enden an den Ganglienzellen des Gangl. submaxillare und sublinguale (vgl. pag. 619) (*Langley*[163]), ein Teil der Ganglienzellen liegt im Gewebe der Drüsen selber. Die postganglionären Fasern enthalten:

sekretorische und vasodilatatorische Fasern für die Gl. submaxillaris und Gl. sublingualis, sowie vasodilatatorische Fasern für den vorderen Teil der Zunge und den Boden der Mundhöhle.

2. N. glossopharyngeus. Die präganglionären Fasern verlaufen im N. tympanicus und N. petrosus superficialis minor zum Gangl. oticum (vgl. pag. 618). Die postganglionären Fasern enthalten: *N. glossopharyngeus.*

sekretorische und vasodilatatorische Fasern für die Gl. parotis.

3. N. vagus. Die präganglionären Fasern verlaufen in den verschiedenen Ästen des Vagus; die eingeschalteten Ganglienzellen liegen hier durchweg innerhalb der innervierten Gebiete. Hierher sind zu rechnen die *N. vagus.*

hemmenden Fasern für das Herz (vgl. § 46 u. 282);

motorische Fasern für die Muskulatur der Bronchien (vgl. pag. 71 u. 268. 7);

motorische Fasern für den Oesophagus (vgl. § 103);

motorische Fasern für den Magen und Darm (vgl. § 107);

sekretorische Fasern für die Magendrüsen (vgl. § 110) und für das Pankreas (vgl. § 112).

C. Das sakrale System (*Langley* u. *Anderson*[164]). Die präganglionären Fasern entspringen aus dem Sakralmark, verlaufen in der Bahn des 1. bis 3. Sakralnerven (*Harman*[165]) als N. erigens s. pelvicus. In den Verlauf sind eingeschaltet die Ganglienzellen des Plexus hypogastricus. *Sakrales System.*

Die Fasern enthalten:

motorische Fasern für die Muskeln des Colon descend. und des Rectums (vgl. § 106);

motorische Fasern für die Muskulatur der Blase (vgl. § 181);

hemmende Fasern für die glatten Muskeln der äußeren Genitalorgane, besonders des M. retractor penis beim Hunde.

Doppel-Innervation vom sympathischen und parasympathischen System aus.

Wie man besonders deutlich aus dem Schema (Fig. 193) ersieht, besitzt die überwiegende Mehrzahl der vom autonomen System versorgten Organe eine doppelte Innervation: einmal vom sympathischen System im engeren Sinne und außerdem noch von einem der parasympathischen Systeme; meist sind dann die Wirkungen der sympathischen und der parasympathischen Fasern entgegengesetzt. So z. B. bewirkt am Auge das Mittelhirnsystem (Oculomotorius) Verengerung, der Sympathicus Erweiterung der Pupille, — am Herzen das bulbäre System (Vagus) Hemmung, der Sympathicus Förderung der Herzbewegungen, — am Darm das bulbäre System (Vagus) Förderung, der Sympathicus (Splanchnicus) Hemmung der Darmbewegungen, — an der Harnblase der Sympathicus (Nn. hypogastrici) Hemmung, das sakrale System (N. erigens) Contraction der Blasenmuskulatur usw.

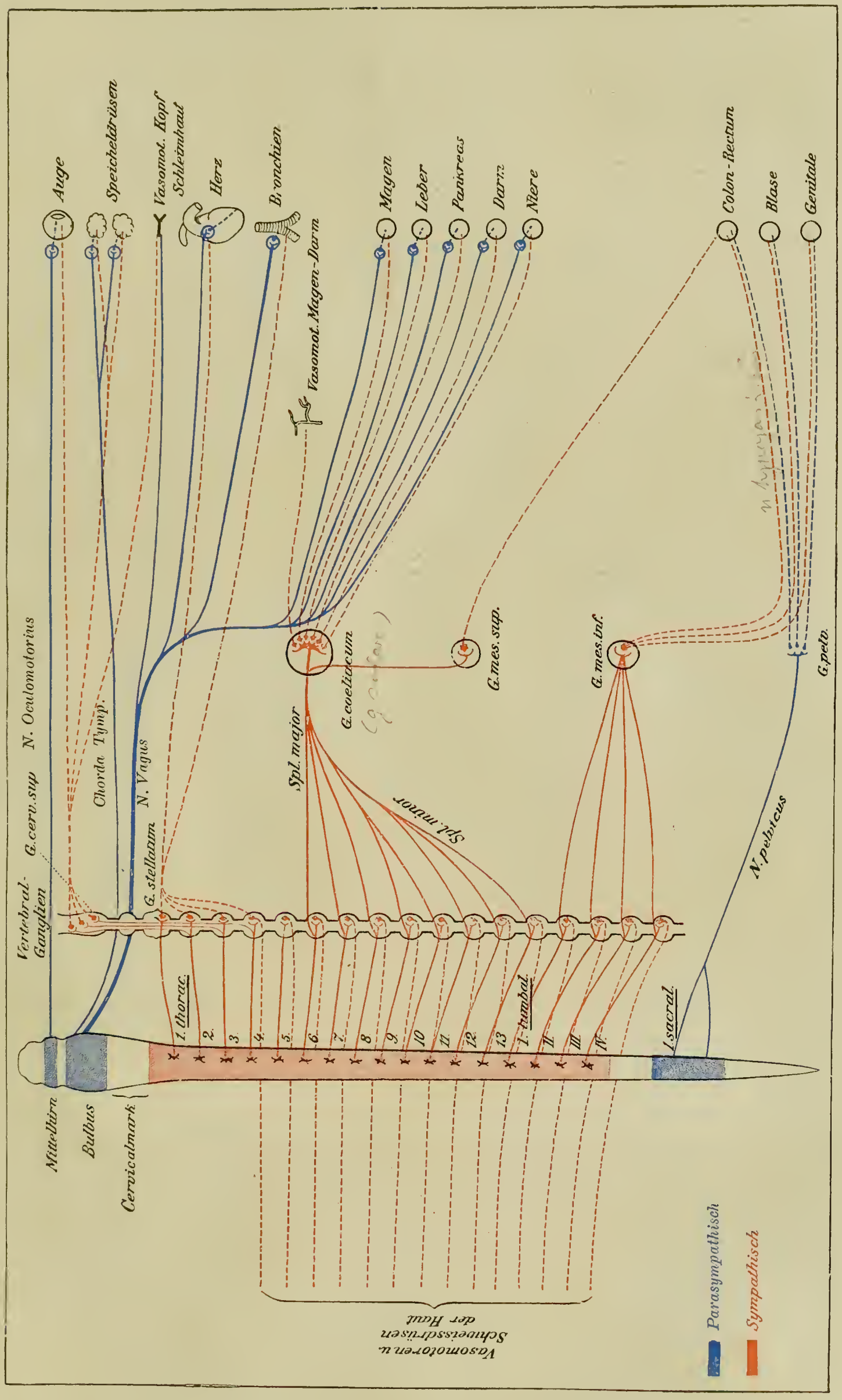
Pharmakologisches Verhalten der autonomen Systeme.

Der Gegensatz zwischen sympathischem System (im engeren Sinne) und den parasympathischen Systemen zeigt sich auch sehr ausgesprochen in ihrem verschiedenen Verhalten gegen pharmakologische[166] Einwirkungen. Das Adrenalin (vgl. pag. 432) wirkt elektiv auf das sympathische System (im engeren Sinne), nicht dagegen auf die parasympathischen Systeme, und zwar ist die Wirkung des Adrenalins in den verschiedenen Innervationsgebieten des Sympathicus stets die gleiche, wie wenn die betreffenden sympathischen Fasern gereizt würden. Bewirkt die Reizung der Fasern Anregung einer Funktion, so hat auch Adrenalin diese Wirkung (Gefäße, Herz, Speicheldrüsen); hat dagegen die Reizung der sympathischen Fasern eine Hemmung zur Folge, so wirkt auch Adrenalin hemmend (Darm, Blase). Abweichend verhalten sich nur die Schweißdrüsen, die vom Sympathicus mit sekretorischen Nerven versehen, gleichwohl durch Adrenalin nicht erregt werden. — Auf die parasympathischen Systeme, aber nicht auf das sympathische System im engeren Sinne, wirken Atropin einerseits, Muscarin, Pilocarpin, Cholin andrerseits, und zwar wirkt das Atropin im Gebiete dieser Systeme lähmend, die anderen Mittel erregend. Auch hier verhalten sich einzig und allein die Schweißdrüsen abweichend, die, obwohl sie vom Sympathicus innerviert sind, durch Atropin gelähmt, durch die andern Mittel erregt werden, wie bei parasympathischer Innervation.

Pathologisches. Halssympathicus.

Pathologisches. — Der Halssympathicus wird am häufigsten durch direkte traumatische Einwirkungen getroffen. Schuß- oder Stichverletzungen, Geschwülste, geschwellte Lymphdrüsen, Aneurysmen, Entzündungen der Lungenspitzen und der angrenzenden Pleuren, Exostosen der Wirbelsäule können teils lähmend, teils reizend einwirken. Lähmung bewirkt vermehrten Blutgehalt der Kopfseite, mitunter neben Anidrose; das Erröten kann bis zu einem pathologisch hochgradigen Zustande sich steigern. Weiterhin erzeugt die Lähmung des Halssympathicus Verengerung der Pupille (Myosis paralytica), die bei der Akkommodation, nicht aber bei Lichtreiz noch Veränderungen ihres Durchmessers annimmt; Atropin erweitert sie etwas. Dabei ist die Lidspalte verengt, der Bulbus zurückgesunken, die Hornhaut etwas abgeplattet und die Konsistenz des Bulbus vermindert. — Reizung des Halssympathicus zeigt beim Menschen Erweiterung der Pupille (Mydriasis spastica), daneben Blässe des Antlitzes und mitunter Hyperidrose (§ 188. II und § 189. 2), — Störungen beim Nahesehen, bei welchem die Pupille sich nun nicht verkleinern kann (siehe Akkommodation, § 301) und daher auch die sphärische Aberration (§ 304. 2.) störend einwirken muß, — Hervortreten des Augapfels unter Erweiterung der Lidspalte. — Bei Reizung des Sympathicus sah man auch vermehrte Speichelabsonderung (§ 98). — Auch hat man unter den Symptomen der Reizung des Halssympathicus halbseitige Gesichtsatrophie (pag. 619) beobachtet. — Reizerscheinungen im Gebiete des Splanchnicus, zumal unter der Einwirkung der Bleivergiftung, geben sich durch heftige Schmerzen (Colica saturnina), Hemmung der Darmbewegungen (daher hartnäckige Verstopfung), reflektorisch gehemmte, verlangsamte Herzbewegung (im Sinne des *Goltz*schen Klopfversuches, § 282. II.) zu

Affektionen des Splanchnicus.



Punktierte Linien = postganglionäre Fasern.

Ausgezogene Linien = präganglionäre Fasern.

Fig. 193. Schema des autonomen Nervensystems.

(Aus *Meyer-Gottlieb*, Pharmakologie.)

erkennen. — Zu den Reizungen im Gebiete der sensiblen Nerven des Sympathicus gehören auch die als Neuralgia hypogastrica bezeichnete Schmerzaffektion in der Unterbauch- und Sacralgegend, die Hysteralgia, die Neuralgia testis, welche in den einzelnen Geflechten des Sympathicus lokalisiert sind. — Bei den Affektionen des Unterleibssympathicus werden teils hartnäckige Verstopfungen beobachtet, wobei neben einer Reizung der Splanchnici auch mangelnde Absonderung seitens der Darmdrüsen stattfinden kann, — teils auch vermehrte Absonderung der Darmschleimhaut (vgl. § 122). *Neuralgien der sympathischen Abdominalgeflechte.* *Veränderung in der Darmsekretion.*

273. Vergleichendes. — Historisches.

In der Reihe der Vertebraten können unter den Gehirnnerven einige ganz fehlen, andere abortiv oder Zweige anderer werden. Den Cetaceen fehlt der N. olfactorius. — Der N. facialis, der beim Menschen als mimischer Gesichtsnerv und Gesichtsatmungsnerv auftritt, nimmt bei den niederen Vertebratenklassen mehr und mehr ab, gleichmäßig mit der Reduktion der Gesichtsmuskeln. Bei den Vögeln und Reptilien innerviert er die Muskeln am Zungenbein, oder die oberflächlichen Hals- und Nackenmuskeln. Bei den Amphibien (Frosch) ist der Facialis gesondert nicht mehr vorhanden; der demselben äquivalente Ast kommt aus dem Ganglion des Trigeminus. Bei den Fischen bilden der 5. und der 7. Nerv einen gemeinsamen Komplex. Der dem Facialis entsprechende Teil (auch als Ramus opercularis trigemini bezeichnet) ist vornehmlich Bewegungsnerv der Muskeln des Kiemendeckels und zeigt sich somit wieder als respiratorischer Nerv. Den Cyclostomen (Neunauge) kommt ein selbständiger Facialis zu. — Den Vagus haben alle Vertebraten; bei den Fischen und Froschlarven geht aus demselben der große Seitennerv des Leibes (N. lateralis) hervor, der in der Mittellinie des Körpers (längs des Seitenkanales) einherzieht. Sein winziger Repräsentant beim Menschen ist der Ramus auricularis *(Johannes Müller)*. Beim Frosch entspringen der 9., 10. und 11., ebenso der 7. und 8. Nerv je aus einem Stamme. Bei Fischen und Amphibien ist der Hypoglossus der 1. Rückenmarksnerv. Bei den Selachiern versorgen am Kopfe die als Hinterwurzeln entspringenden Nervenzweige die Muskeln (!) des Visceralskeletes. — Beim Amphioxus sind Gehirn- und Spinalnerven nicht voneinander zu unterscheiden. Auch hier versorgen hintere Wurzeln (!) die Muskeln der Eingeweide. Im übrigen zeigen die Spinalnerven in allen Vertebratenklassen große Übereinstimmung. — Der Sympathicus fehlt den Cyclostomen, wo ihn der Vagus vertritt. Bei den übrigen Fischen verläuft er längs der Wirbelsäule, woselbst er die Rami communicantes der Spinalnerven empfängt. Im Bezirke des Kopfes sind vor allem seine Verbindungen mit dem 5. und 10. Nerven deutlich bei den Fischen; bei den Fröschen, noch mehr bei den Vögeln, nehmen diese Verbindungen mit den Kopfnerven zu. *Das periphere Nervensystem der Vertebraten.* *Gehirnnerven.* *Spinalnerven und Sympathicus.*

Der Schule des *Hippokrates* war bereits der Vagus und Sympathicus bekannt. *Herophilus* (307 v. Chr.) unterscheidet zuerst die Nerven von den Sehnen, die *Aristoteles* noch zusammenwarf; er kennt die Kreuzung der Sehnerven. *Erasistratus* läßt alle Nerven aus Hirn und Rückenmark hervorgehen: er unterscheidet Bewegungs- und Empfindungsnerven, *Marinus* (80 n. Chr.) stellt zuerst 7 Paar Hirnnerven auf. *Galen* ist bereits im Besitze einer umfassenderen Kenntnis der Nerventätigkeit (vgl. § 96): Er sowie *Rufus v. Ephesus* (97 n. Chr.) kannten das erschwerte Atmen nach doppelseitiger Vagidurchschneidung; er sah Stimmlosigkeit nach Unterbindung der N. recurrentes, er kennt den N. accessorius, auch die den Abdominalnerven angefügten Ganglien. Den Riechnerven läßt er nicht gleichwertig den anderen Kopfnerven gelten, erst *Achillini* († 1525) entdeckte die eigentlichen Riechfäden. — *Fallopia* räumte dem Glossopharyngeus eine selbständigere Stellung ein. — Im Talmud wird die Cauda equina erwähnt; *Coiter* (1573) beschreibt genau die vorderen und hinteren Rückenmarksnervenwurzeln. *Van Helmont* († 1644) teilt bereits mit, daß die peripheren motorischen Nerven auch für Schmerz empfindlich seien, *Caesalpinus* (1571) gibt an, daß die Unterbrechung des Blutstromes die Teile unempfindlich macht. *Thom. Willis* beschrieb den vom Rückenmarke kommenden Anteil des Accessorius sowie die hauptsächlichsten Ganglien (1664). Bei *Des Cartes* (1650) findet sich die erste Andeutung der Reflexbewegungen; *Steph. Hales* und *Rob. Whytt* zeigten, daß das Rückenmark für dieselben nötig sei. *Prochaska* wies zuerst den Reflexweg nach. Von *Duverney* (1761) rührt die Entdeckung des Ganglion ciliare her, von *Varolius* (1573) die der Chorda tympani. *Gall* verfolgte genauer den 3. und 6. Nerv, ebenso die Spinalnerven bis in die graue Substanz. Früher zählte man nur 9 Hirnnerven; *Sömering* (1791) teilte den Facialis und Acusticus, — *Andersch* (1797) den 9., 10. und 11. Nerven. *Historisches.*

Literatur (§ 258—273).

1. Zusammenfassende Darstellung: *Samuel:* Die trophischen Nerven. Leipzig 1860. Trophoneurosen. Eulenburgs Real-Enzyklopädie. 2. Aufl. Wien u. Leipzig 1890, **20**, 188. *Cassirer:* Die vasomotorisch-trophischen Neurosen. 2. Aufl. Berlin 1912, S. 52—143.

Die trophischen Funktionen des Nervensystems. — 2. *Nasse:* P. A. **23**, 1880, 361. — 3. *Bethe:* Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903, pag. 209. — 4. *Goldscheider:* Z. k. M. **60**, 1906, 1. — 5. *Obolensky:* C. m. W. 1867, 497. — 6. *Schiff:* Leçons sur la physiologie de la digestion. Florenz u. Turin 1867, **1**, 235; **2**, 539. — 7. *Legros:* Des nerfs vasomoteurs. Paris 1873. — 8. *Joseph:* A. P. 1887, 296. V. A. **107**, 1887, 119. — 9. *Köster:* Zur Physiologie der Spinalganglien u. der trophischen Nerven. Leipzig 1904. — 10. *Trendelenburg:* Neurol. Zentralbl. 1906, 386. — 11. *Hilbert:* Beetz, Memorabilien **36**, 1892, 3. — 12. *Reuter:* Onderzoeck. Physiol. Labor. Utrecht (5), **2**, 46. — 13. *Ramón y Cajal:* Die Struktur d. Chiasma. Deutsch von *Bresler*. Leipzig 1899. — 14. *Wilbrand* u. *Saenger:* Die Neurologie d. Auges. 3. Bd. Wiesbaden 1904. — 15. *G. H. Meyer:* A. A. 1870, 523. — 16. *Engelmann:* P. A. **35**, 1885, 498. — 17. *Nahmacher:* P. A. **53**, 1893, 375. — 18. *v. Gudden:* Ges. Abhandl. Herausgeg. von Grashey. Wiesbaden 1889. — 19. *Bach:* Deutsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. **17**, 1900, 428. *Bach* u. *H. Meyer:* Graefes Archiv. **55**, 1903. — 20. *Bernheimer:* Die Wurzelgebiete d. Augennerven in *Graefe-Sämisch:* Handb. d. Augenh. 2. Aufl. Leipzig 1900, **1**, Kap. 6, 33. Arch. f. Ophthalm. **52**, 1901, 302. **57**, 1903, 363. — 21. *Hensen* u. *Völckers:* Arch. f. Ophthalm. **24**, 1878. — 22. *Adamük:* C. m. W. 1870, 177 u. 292. — 23. *Herzenstein:* A. A. P. 1867, 651. — 24. *Wolferz:* Diss. Dorpat 1871. — 25. *Demtschenko:* P. A. **6**, 1872, 191. — 26. *Apolant:* A. m. A. **47**, 1896, 655. — 27. *Langley* u. *Anderson:* J. o. P. **13**, 1892, 460. — 28. *Langendorff:* P. A. **56**, 1894, 522. — 29. *Kahn:* C. P. **18**, 1904, 153. — 30. *Balogh:* M. U. **8**, 1862, 423. — 31. *Hensen* u. *Völekers:* C. m. W. 1866, 72. Experimentaluntersuchungen über d. Mechanismus d. Akkommodation. Kiel 1868. — 32. *Snellen:* Holländ. Beitr. f. Natur- u. Heilkunde 1857. — 33. *Meissner:* Z. r. M. (3) **29**, 1867, 96. — 34. *Büttner:* Z. r. M. (3) **15**, 1862, 254. — 35. *v. Gudden:* Naturforscher-Versamml. in Magdeburg. 1884. — 36. *Schiff:* Z. r. M. (3) **29**, 1867, 217. — 37. *Senftleben:* V. A. **65**, 69. **72**, 1878, 278. — 38. *Ranvier:* C. r. 88, 979. — 39. *Wilbrand* u. *Saenger:* Die Neurologie d. Auges. Wiesbaden 1901, **2**, 270. — 40. *Charcot:* Klin. Vorträge über Krankheit. d. Nervensyst., übersetzt v. Fetzer. Stuttgart 1874, 1. Vorles. — 41. *Krause:* D. m. W. 1893, Nr. 15. M. m. W. 1895, Nr. 25. Die Neuralgie des Trigeminus. Leipzig 1896. — 42. *Nuhn:* Z. r. M. N. F. (2) **3**, 1853, 123. — 43. *Frühwald:* S. W. A. **74**, 3. Abt., 1877, 9. — 44. *Asehenbrandt:* Die Bedeutung d. Nase f. d. Atmung. 1886. — 45. *Rollett:* S. W. A. **51**, 1865, 513. — 46. *Piotrowski:* P. A. **55**, 1894, 240. — 47. *Politzer:* S. W. A. 1861, 427. — 48. *Kirchner:* Über die Einwirkung des N. trigeminus auf das Gehörorgan. — 49. *Samul:* Trophoneurosen (vgl. unter 1), pag. 213. — 50. *Klapp:* In.-Diss. Greifswald 1897. — 51. *Landolt:* P. A. **98**, 1903, 189. — 52. *Kohnstamm:* Verh. d. 20. Congr. f. innere Mediz. 1902, 361. An. An. **21**, 1902, 362. Arch. f. Psych. 1903. — 53. *Yagita:* An. An. 1909, 70. — 54. *Blau:* B. k. W. 1879, Nr. 45. — 55. *Köster:* D. A. k. M. **68**, 1900, 343, 505. — 56. *Urbantschitsch:* Beobachtung. über Anomalien des Geschmacks, der Tastempfindungen u. d. Speichelsekretion infolge v. Erkrankungen d. Paukenhöhle. Stuttgart 1876. — 57. *Schiff:* Lehrbuch d. Muskel- u. Nervenphysiologie. 1858. — 58. *Erb:* D. A. k. M. **15**, 1875. — 59. *Bernhardt:* Arch. f. Psychiatr. **6**, 1876. Die Erkrankungen d. peripheren Nerven. Nothnagels Handbuch 1895. — 60. *Ziehl:* V. A. **117**, 1889. — 61. *A. Schmidt:* Deutsch. Zeitschr. f. Nervenheilkunde. **6**, 1895. — 62. *Blüher:* In.-Diss. Berlin 1895. — 63. *Inzani* u. *Lussana:* G. m. 1864. Annal. univers. 181. — 64. *Philippeaux* u. *Vulpian:* C. r. **65**, 1863, 1009. — 65. *Heidenhain:* A. P. 1883, Suppl., 133. — 66. *Ostroumoff* bei *Cohnheim:* Vorles. über allg. Pathol. 2. Aufl., **1**, 135. — 67. *Mareaeci,* vgl. *Heidenhain:* A. P. 1883, Suppl., 174. — 68. *Rogowicz:* P. A. **36**, 1885, 1. — 69. *Saalfeld:* A. P. 1901, 428. — 70. *Sehauta:* S. W. A. **65**, 1872, 105. — 71. *Kirchner:* B. k. W. 1881, Nr. 49. Monatsschr. f. Ohrenheilkunde. 1883, Nr. 5. — 72. *Grabower:* C. P. **3**, 1890, 505. Arch. f. Laryng. **10**, 1900. — 73. *van Gehuehten:* Bull. Acad. de méd. Belgique **12**, 1903, 705. — 74. *Onodi:* Die Anatomie u. Physiol. d. Kehlkopfnerven. Berlin 1902. — 75. *Lesbre* u. *Maignon:* J. d. P. **10**, 1908, 377 u. 415. — 76. *Kreidl:* S. W. A. **106**, Abt. 3, 1898, 1. — 77. *Kohts:* V. A. **60**, 201. — 78. *Kokin:* P. A. **63**, 1896, 622. — 79. *Exner:* S. W. A. **89**, 3. Abt., 1884, 63. P. A. **43**, 1888, 22. — 80. *Asher:* Z. B. **52**, 1909, 298. — 81. *Cyon* u. *Ludwig:* L. B. 1866, 308. *Cyon:* Die Nerven des Herzens. Übersetzt von Heusner. Berlin 1907. — 82. *Köster:* Neurol. Centralbl. **20**, 1901, 1032. *Köster* u. *Tschermak:* A. A. 1902, Suppl., 255. P. A. **93**, 1903, 24. — 83. *Athanasiu:* Journ. de l'Anat. **37**, 1901, 265. — 84. *Bernhardt:* In.-Diss. Dorpat 1868. — 85. *Aubert* u. *Röver:* P. A. **1**, 1868, 211. *Röver:* Krit. u. experim. Unters. d. Nerveneinfl. auf d. Verengerung u. Erweiterung d. Blutgef. Rostock 1869. — 86. *Kreidmann:* A. A. 1878. — 87. *Dreschfeld:* Unters. aus d. physiol. Laborat. z. Würzburg. **2**. —88. *Stelling:* In.-Diss. Dorpat 1867. — 89. *Ed. Weber:* A. A. P. 1846, 483. Wagners Handwörterb. d. Physiologie. **3**, 2, 1846, 42. — 90. *Budge:* A. A. P. 1846, 295. A. p. H. **5**, 1846, 580. — 91. *Schiff:* A. p. H. 8, 1849, 211. M. U. **6**, 1859, 201. P. A. **18**, 1878, 172. — 92. *Moleschott:* M. U. **7**, 1861, 401. 8, 1861, 52, 572, 601. — 93. *Schiff:* M. U. 1865, 58. 1873, 189. — 94. *Schmiedeberg:* L. B. 1870, 130. *Truhart:* In.-Diss. Dorpat 1869. — 95. *Dale, Laidlaw, Symons:*

J. o. P. **41**, 1910, 1. — 96. *Gaglio:* A. i. B. **12**, 1889, XX. **13**, 1890, 71. — 97. *Kandarazki:* A. A. 1881, 1. — 98. *Badoud:* Arbeit. aus d. physiol. Laborat. d. Würzburg. Hochschule. **3**, 1876, 237. — 99. *Lichtheim:* Die Störungen d. Lungenkreislaufes und ihr Einfluß auf d. Blutdruck. Berlin 1876. — 100. *Weber:* A. P. 1910, Suppl., 377. — 101. Zusammenfassende Darstellung: *Frey:* Die pathologischen Lungenveränderungen nach Lähmung der Nn. vagi. Leipzig 1877. — 102. *Traube:* Gesammelte Beitr. z. Pathologie u. Physiologie. Berlin 1871. **1**, 1 u. 113. — 103. *Nicolaides:* C. P. **14**, 1900, 197. — 104. *Marenghi:* A. i. B. **36**, 1901, 261. — 105. *Stewart:* A. J. P. **20**, 1908, 407. — 106. *Ellenberger:* Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. **9**, 1883, 128. — 107. *Zander:* P. A. **19**, 1879, 263. — 108. *Bidder:* A. A. P. 1868, 1. — 109. *Schäfer* u. *Moore:* J. o. P. **20**, 1896, 1. — 110. *Steiner:* A. P. 1878, 218. — 111. *Sherrington:* J. o. P. **13**, 1892, 621. **17**, 1894, 211. **27**, 1901, 360. P. R. S. **51**, 1892. **52**, 1893. Philos. Transact. of the Royal Soc. **184**, B, 1893, 641. **190**, B, 1898. 45. — 112. *Bickel:* P. A. **84**, 1901, 276. M. m. W. 1900, 1528. — 113. *Kleist:* Diss. München 1903. V. A. **175**, 1904, 381. — 114. *Köster:* Zur Physiologie der Spinalganglien u. d. trophischen Nerven. Leipzig 1904. — 115. *H. E. Hering:* A. P. P. **38**, 1897, 266. P. A. **54**, 1893, 614. **70**, 1898, 559. Neurol. Zentralbl. **16**, 1897, 1077. — 116. *H. Munk:* Sitz.-Ber. d. kön. Preuß. Akad. d. Wiss. **48**, 1903. — 117. *Trendelenburg:* A. P. 1906, 1 u. 231. — 118. *Pineles:* C. P. **4**, 1890, 741. P. A. **48**, 1891, 17. — 119. *Exner:* C. P. **3**, 1889, 115. P. A. **48**, 1891, 592. — 120. *Bickel:* P. A. **67**, 1897, 299. Untersuch. über d. Mechanismus d. nervösen Bewegungsregulation. Stuttgart 1903. *Bickel* u. *Jacob:* Sitz.-Ber. d. Preuß. Akad. d. Wiss. **35**, 1900, 736. — 121. *Harless:* Abhandl. d. bayr. Akad. 1858, 595, 612. — 122. *Cyon:* L. B. **17**, 1865, 85. C. m. W. 1867, 643. A. A. P. 1867, 387. P. A. **8**, 1874, 347. — 123. *v. Bezold* u. *Uspensky:* C. m. W. 1867, 611, 819. Unters. aus d. physiol. Laborat. in Würzburg. **2**, 1869, 107. — 124. *Grünhagen:* Z. r. M. (3) **31**, 1868, 38. — 125. *Heidenhain:* P. A. **4**, 1871, 435. — 126. *Bräunig:* A. P. 1903, 251 u. 480. — 127. *Ferrier* u. *Yeo:* P. R. S. **32**. — 128. *Edgeworth:* J. o. P. **13**, 1892, 260. — 129. *Ramón y Cajal:* An. An. 1890, 112. — 130. *Lenhossék:* An. An. 1890, 360. — 131. *v. Gehuchten:* An. An. 1893, 215. — 132. *Horton-Smith:* J. o. P. **21**, 1897, 101. — 133. *Wana:* P. A. **71**, 1898, 555. — 134. *Stricker:* S. W. A. **74**, Abt. 3, 1876. — 135. *Gaertner:* W. k. W. 1889, 980. — 136. *Morat:* A. d. P. 1892, 689. — 137. *Hasterlik* u. *Biedl:* W. k. W. 1893, Nr. 3. — 138. *Bayliss:* J. o. P. **26**, 1901, 173. **28**, 1902, 276. — 139. *Steinach* u. *Wiener:* P. A. **60**, 1895, 593. — 140. Zusammenfassende Darstellung: *Langley:* E. P. **2**, 2, 1903, 818. *P. Schultz* in Nagels Handbuch d. Physiologie. Braunschweig 1905, **4**, 1, 393. — 141. *Langley:* J. o. P. **23**, 1898, 240. — 142. *Langley* u. *Dickinson:* P. R. S. **46**, 1889, 423. J. o. P. **11**, 1890, 123. — 143. *Langley* u. *Anderson:* J. o. P. **17**, 1894, 185. **19**, 1895, 377. — 144. *Harman:* Journ. of anat. a. physiol. **32**, 1898, 403. **34**, 1900, 359. — 145. *Karplus* u. *Kreidl:* P. A. **129**, 1909, 138. **135**, 1911, 401. **143**, 1911, 109. — 146. *Langendorff:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. **38**, 1900, 129. — 147. *Jonnesco* u. *Floresco:* J. d. P. **4**, 1902, 845. — 148. *Bidder:* Centralbl. f. Chirurg. 1874, Nr. 7. — 149. *Stirling:* Journ. of anat. and physiol. **10**, 1876, 511. — 150. *Schiff:* Untersuch. z. Physiol. d. Nervensystems mit Berücksichtig. d Pathol. Frankfurt a. Main 1855, pag. 166. — 151. *S. Mayer:* in Hermanns Handb. d. Physiol. Leipzig 1879, **2**, 1, 205. — 152. *Zechanowitsch:* Diss. Petersburg 1897. — 153. *Brown-Séquard:* C. r. soc. biol. 1872, 194. — 154. *Langley* u. *Sherrington:* J. o. P. **12**, 1891, 278. *Langley:* J. o. P. **15**, 1894, 176 **14**, 1893, I, II. — 155. *Wolferz:* Diss. Dorpat 1871. — 156. *Demtschenko:* P. A. **6**, 1872, 191. — 157. *Bechterew* u. *Mislawski:* Neurol. Centralbl. **10**, 481. — 158. *Langley:* J. o. P. **12**, 1891, 368. **13**, 1891, 183. **17**, 1894, 299. *Bayliss* u. *Bradford:* J. o. P. **12**, 1891, 375. **14**, 1894, 10. — 159. *Langley:* J. o. P. **20**, 1896, 223. — 160. *Popielski:* A. P. 1903, 338. — 161. *Langley* u. *Anderson:* J. o. P. **18**, 1895, 67. **19**, 1895, 71, 86, 122. — 162. *Müller* u. *Dahl:* D. A. k. M. **99**, 1910, 48. *Müller:* D. A. k. M. **101**, 1911, 411. — 163. *Langley:* J. o. P. **11**, 1890, 123. — 164. *Langley* u. *Anderson:* J. o. P. **18**, 1895, 67. **19**, 1895, 72, 122. **20**, 1896, 372. — 165. *Harman:* Journ. of anat. a physiol. **23**, 1899, 386. — 166. *Gottlieb* u. *Meyer:* Die experimentelle Pharmakologie als Grundlage d. Arzneibehandlung. Berlin 1912.

Physiologie des centralen Nervensystems.

Das Rückenmark.

274. Bau des Rückenmarks.

Graue Substanz. Das Rückenmark (Fig. 194) enthält in seinem Innern die — **graue Substanz** von)-(-förmiger Gestalt, an welcher man die Vorder- *(co. a.)* und Hinterhörner *(co. p.)* sowie die schwächeren, nur vom mittleren Hals- bis zum oberen Brustmark und im Lendenmarke ausgebildeten Seitenhörner *(co. l.)* und das mittlere Verbindungsstück: die „vordere und hintere graue Commissur“ unterscheidet. In der Mitte des letzteren verläuft vom Calamus scriptorius abwärts der Centralkanal, mit 2- bis 3zeiligem Cylinderepithel ausgekleidet, der Rest des embryonalen Medullarrohres.

Die graue Substanz enthält zahlreiche Ganglienzellen, von denen sich die folgenden Klassen unterscheiden lassen.

Vorderwurzelzellen. 1. Die Vorderwurzelzellen — große multipolare Ganglienzellen im Vorder- und Seitenhorn, deren Achsencylinderfortsätze direkt übergehen in die Fasern der vorderen motorischen Wurzel der Spinalnerven; sie sind die Ursprungszellen der vorderen Wurzelfasern. Sie sind in mehreren Gruppen angeordnet: mediale vordere, mediale hintere, laterale vordere, laterale hintere Gruppe.

Die Fasern der vorderen Wurzel stammen zum größten Teile aus den Ganglienzellen des Vorderhorns derselben Seite; ein kleiner Teil kommt aber auch durch die vordere weiße Commissur von dem Vorderhorn der anderen Seite.

Bahnzellen. 2. Bahnzellen — d. h. Ganglienzellen, deren Achsencylinderfortsätze in die weiße Substanz des Rückenmarks eintreten und in derselben als Leitungsbahnen zum Hirn ziehen. Um die Dendriten dieser Zellen verästeln sich die Endausläufer hinterer sensibler Wurzelfasern. Hierzu gehören:

a) Die Zellen der *Stilling-Clarke*schen Säule *(d)* — eine Gruppe von Ganglienzellen, nach innen vom Ursprung des Hinterhorns neben der hinteren Commissur gelegen, welche vom Ende der Cervical- bis zum Anfang der Lendenanschwellung deutlich erkennbar ist. Die Achsencylinderfortsätze derselben ziehen in der Kleinhirnseitenstrangbahn aufwärts (vgl. pag. 666).

b) Die Zellen des Hinterhornrestes. — Unter dieser Bezeichnung werden die Ganglienzellen des Hinterhorns nach Abzug der Zellen der *Clarke*schen Säule zusammengefaßt. — Die Achsencylinderfortsätze der meisten dieser Zellen verlaufen ventral und medial, treten auf die andere Seite und ziehen im Vorder- oder Seitenstrange aufwärts (vgl. pag. 666).

Strangzellen. 3. Strangzellen, Assoziationszellen. — Die Achsencylinderfortsätze derselben verlaufen in die Vorder-, Seiten- und Hinterstränge und teilen sich in einen auf- und absteigenden Ast. Dieser kehrt nach längerem oder kürzerem Verlaufe wieder in die graue Substanz des Rückenmarks zurück, verbindet also verschiedene Höhen derselben miteinander.

Weiße Substanz. Die **weiße Substanz** — umgibt die graue: sie zerfällt in mehrere „Stränge“. Von vorn dringt in der Mittellinie ein tiefer Spalt *(s. a.)* ein, der jedoch nicht bis zum Grau

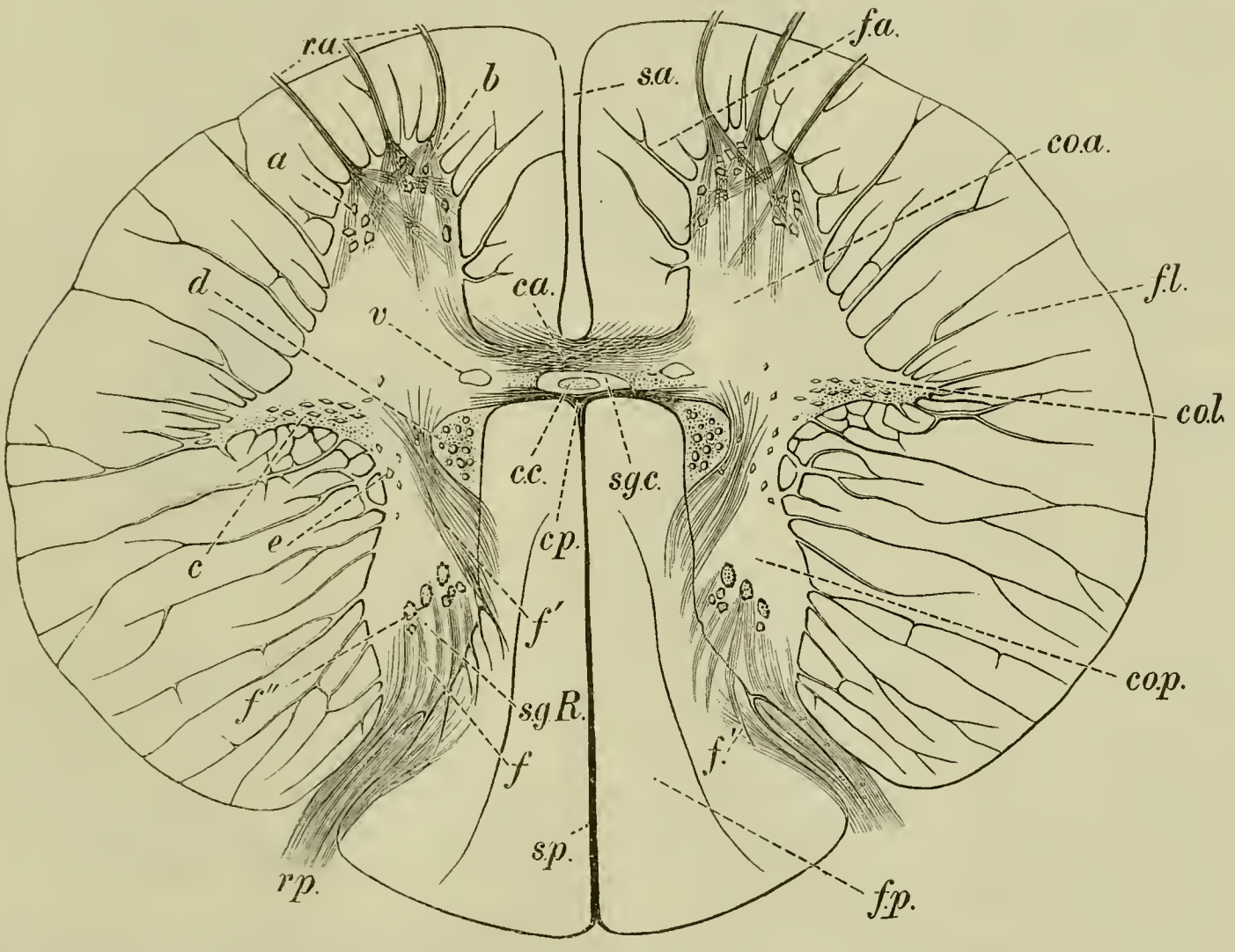
Stränge. hineinreicht, sondern in der Tiefe noch die weiße Commissur unzertrennt läßt *(c. a.)*. Zwischen dieser vorderen Längsspalte und der Austrittsfurche der vorderen Wurzeln liegt der — Vorderstrang *(f. a.)*. Der seitliche Teil der weißen Masse zwischen den vorderen und den hinteren Wurzeln heißt der — Seitenstrang *(f. l.)*; endlich wird der von dem Austritt der hinteren Wurzeln bis zur hinteren Längsspalte reichende Teil der — Hinterstrang *(f. p.)* genannt. Die hintere Längsspalte *(s. p.)* (keine eigentliche Spalte, sondern

nur ein bindegewebiges Septum enthaltend) dringt tiefer als die vordere in das Mark bis zur grauen Substanz hinein.

Die weiße Substanz — besteht aus markhaltigen Nervenfasern ohne *Schwann*sche Scheide (pag. 553), die in den Strängen longitudinal verlaufen. Die eintretenden Wurzeln sowie auch die aus der grauen Substanz in die Stränge hineintretenden Längsfasern haben, zwischen letztere durchtretend, teils queren, teils schrägen Verlauf. In der vorderen weißen Commissur kreuzen sich ebenfalls transversal verlaufende Fasern.

Die longitudinal verlaufenden Fasern der weißen Substanz des Rückenmarks sind je nach ihrer Funktion in besondere zusammengehörige Bündel angeordnet, Fig. 195 gibt einen Überblick darüber auf einem Rückenmarksquerschnitt. — 1. Im Vorderstrang liegen der vorderen Längsspalte zunächst *a)* die Pyramidenbahnen

Fig. 194.



Querschnitt des Rückenmarks in der Höhe des achten Dorsalnerven. (Vergrößerung 10 : 1), nach *Schwalbe*.

s. a. Fissura longitudinalis anterior, *s. p.* Septum posterius, die Fissura longitudinalis posterior ausfüllend. *c. a.* Vordere Commissur. *s. g. c.* Substantia gelatinosa centralis. *c. c.* Centralkanal. *c. p.* Hintere Commissur. *v* Vene. *co. a.* Vorderhorn. *co. l.* Seitenhorn, dahinter der Processus reticularis. *co. p.* Hinterhorn. *a* Vordere laterale. *b* vordere mediale Gruppe der Ganglienzellen. *c* Zellen des Seitenhorns, *d* Zellen der *Stilling-Clarke*schen Säulen, *e* Solitäre Zellen des Hinterhorns. *r. a.* Vordere Wurzel, *r. p.* Hintere Wurzel, *f* deren Hinterhornbündel, *f'* Hinterstrangbündel, *f''* longitudinale Fasern des Hinterhorns. *s. g. R.* Substantia gelatinosa Rolandi. *f. a.* Vorderstrang. *f. l.* Seitenstrang. *f. p.* Hinterstrang.

des Vorderstranges; nach außen davon *b)* die Vorderstranggrundbündel. — 2. Im Hinterstrange unterscheidet man *c)* den *Goll*schen Strang (Fasciculus gracilis) und *d)* den *Burdach*schen Strang (Fasciculus cuneatus). — 3. In den Seitensträngen liegen *e)* das Anterolateralbündel von *Gowers*, *f)* das Seitenstranggrundbündel, *g)* die Pyramidenbahnen des Seitenstranges und *h)* die Kleinhirnseitenstrangbahnen. Das Genauere über Verlaufsrichtung und Funktion der einzelnen Bahnen siehe in § 278.

Bedeutung der normalen Circulation.

Die normale Funktion des Rückenmarks ist in hohem Maße abhängig von dem Fortbestehen der normalen Circulation. Unterbindung der Aorta abdominalis erzeugt durch das Absterben der grauen Substanz schnell Lähmung und Gefühllosigkeit der unteren Körperregion (*Stenson* 1667).

Plötzliche totale Anämie (durch Unwegsamkeit der Aorta beim Hunde) bewirkt zuerst Krämpfe (20 Sek.), dann Lähmung (1 Min.), hierauf sensible Erregung (2 Min.) und zuletzt Empfindungslosigkeit (3 Min.) (*Fredericq*[1]); schon nach wenigen Stunden zeigt sich der Beginn der Entartung an den Ganglienzellen (*Sarbó*[2], *Münzer* u. *Wiener*[3]) (vgl. § 243). Nach anhaltender Ligatur entarten die Ganglienzellen und Nervenfasern der Vorderhörner, dann folgt sekundäre Entartung der Vorderwurzeln (nicht der vasomotorischen Fasern in denselben) und der weißen Substanz, welche den Vorderhörnern benachbart liegt. Später sind auch die Hinterhörner gesehrumpft. Unversehrt bleiben alle in das Mark hineinwachsenden Bahnen, also: die hinteren Wurzeln, Spinalganglien, Hinterstränge und äußerste Peripherie der Vorderseitenstrangreste (*Ehrlich* u. *Brieger*[4], *Singer*[5], *Alexander*[6] u. a.).

275. Das Rückenmark als Centralapparat. Die Reflexe.

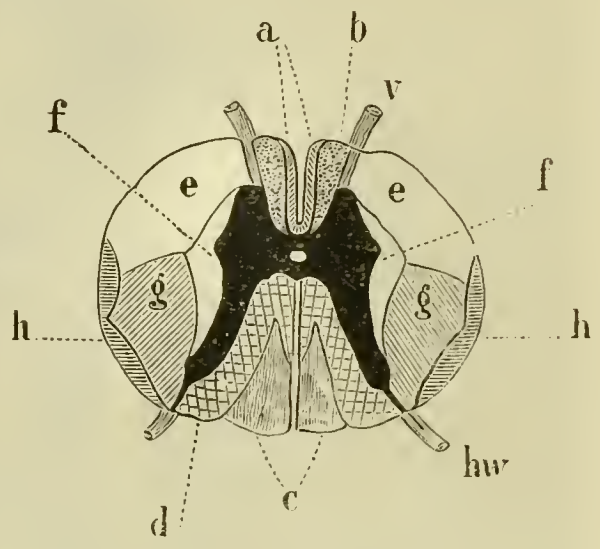
Funktion des Rückenmarks.

Die Funktion des Rückenmarks ist eine zweifache: — 1. Es stellt einen selbständigen nervösen Centralapparat dar, welcher dem Zustandekommen der Reflexe dient. — 2. Es stellt einen Leitungsapparat dar, welcher die höher gelegenen Teile des Centralnervensystems (Medulla oblongata, Groß-, Mittel-, Kleinhirn) in Verbindung setzt mit den vom Rückenmark ausgehenden peripheren Nerven (vgl. § 278).

Begriff des Reflexes.

Als Reflexe bezeichnet man diejenigen Vorgänge, bei denen die Reizung einer centripetalleitenden Nervenfaser eine Erregung einer centrifugalleitenden Faser zur Folge hat, bei denen also eine Übertragung eines Reizes von einer centripetalen auf eine centrifugale Bahn stattfindet, und zwar ohne Mitwirkung des Bewußtseins. Der centripetalleitende Nerv nimmt die Reizung auf, leitet sie zum Rückenmark hin, dessen graue Substanz das Reflexcentrum darstellt, im Centrum wird die hier angelangte Erregung auf die motorische centrifugale Bahn übertragen. So gehören zum Zustandekommen des Reflexes 3 nervöse Elemente: — die centripetalleitende Faser, — das übertragende Centrum, — die centrifugalleitende Faser; — sie stellen den sogenannten „Reflexbogen“ dar (Fig. 196 *s h v m*). Je nachdem die centrifugale Faser ein motorischer, sekretorischer oder Hemmungsnerv ist, entsteht eine Reflexbewegung, — Reflexsekretion — oder Reflexhemmung. — Eine derartige Übertragung eines Reizes von der einen Nervenbahn auf eine andere findet niemals im Bereich der peripheren Nervenfasern (Gesetz der isolierten Leitung, § 246) oder der weißen Substanz, sondern immer nur innerhalb der grauen Substanz statt (vgl. pag. 555).

Fig. 195.



System der Leitungsbahnen im Rückenmarke (am 3. Dorsalnerven) nach *Flechsig*. Der schwarze Mittelteil der Figur ist die graue Substanz. *v* Vordere Wurzel. — *hw* Hintere Wurzel. — *a* und *g* Pyramidenbahnen. — *b* Vorderstranggrundbündel. — *c Gollscher* Strang. — *d Burdachscher* Strang. — *e Gowersches* Bündel. — *f* Seitenstranggrundbündel. — *h* Kleinhirnseitenstrangbahn.

Reflexbogen.

Man unterscheidet drei Arten der Reflexbewegung:

Der partielle Reflex.

I. Der einfache oder partielle Reflex —: die Erregung eines sensiblen Bezirkes löst die Bewegung von nur einem Muskel oder doch nur von einer beschränkten Gruppe aus. Beispiele sind die Sehnen-[7] und Hautreflexe. Durch Beklopfen mancher Sehnen (mit der Kante der Hand, dem Perkussionshammer usw.) lassen sich Zuckungen in den zugehörigen Muskeln auslösen, so z. B. bewirkt Schlag auf das Lig. patellae Zuckung des M. quadriceps femoris und dadurch Streckung des

Unterschenkels: Patellarreflex, Kniephänomen (*Erb*[8], *Westphal*[9]); Klopfen auf die Achillessehne bewirkt Contraction des Gastrocnemius: Achillessehnenreflex. Ebenso können Reflexe von der Haut aus ausgelöst werden; streicht man mit einem stumpfen Instrument (Stiel des Perkussionshammers) über die Bauchhaut, so entstehen Zuckungen der Bauchmuskeln: Bauchdeckenreflex; Streichen der Haut an der Innenseite des Oberschenkels bewirkt Contraction des M. cremaster und dadurch Hebung des Hodens: Cremasterreflex, und viele andere.

Nach *Westphal*[9] soll es sich bei dem Patellarreflex gar nicht um einen eigentlichen Reflex handeln, sondern um eine direkte Reizung des Muskels durch die Erschütterung der Sehne; allerdings sollte der reflektorische Muskeltonus (vgl. pag. 653) dabei mit eine Rolle spielen. Die Wahrscheinlichkeit spricht jedoch für die reflektorische Natur der Erscheinung.

Die Sehnen- und Hautreflexe werden klinisch vielfach benutzt, um die Reflexerregbarkeit des Centralnervensystems zu untersuchen; sie können sowohl herabgesetzt oder aufgehoben als auch über die Norm gesteigert sein.

Der Reflexkrampf.

II. Der ausgebreitete, ungeordnete Reflex, oder der Reflexkrampf. — Er tritt in Form klonischer oder tetanischer Zuckungen auf, an denen sich ganze Muskelgruppen oder selbst alle Muskeln des Körpers beteiligen. Eine derartige Ausbreitung der Reflexe tritt aber nur unter besonderen Verhältnissen ein, nämlich: — a) Entweder befindet sich das Rückenmarksgrau im Zustande exzessiver Reizbarkeit, so daß der zugeleitete Reiz sich von der Stelle des Eintrittes den leicht erregbaren benachbarten Centralbezirken mitteilen kann. Hochgradige Reizbarkeit bedingen in dieser Weise gewisse Gifte, namentlich Strychnin (dann auch das Brucin, Coffein, Atropin, Nicotin, die Karbolsäure u. a.). Die leiseste Berührung eines mit Strychnin Vergifteten genügt, um alle Muskeln des Körpers sofort in Krampf zu versetzen. — Abkühlung bewirkt gleichfalls eine Steigerung der Reflexerregbarkeit. Wird ein Reflexpräparat vom Frosch (Schnitt dicht unterhalb des verlängerten Markes) einen Tag lang im Eisschranke gehalten, so gerät das Rückenmark in einen Zustand erhöhter Erregbarkeit, in welchem es selbst die flüchtigsten Reize mit lang andauernder tonischer Erregung beantwortet, in einzelnen Fällen auch ohne nachweisbaren äußeren Reiz während längerer Zeit ununterbrochen Erregungen aussendet (*Biedermann*[10]). — Auch unter gewissen pathologischen Verhältnissen findet sich stark erhöhte Reflexerregbarkeit, so bei der Hydrophobie und dem Tetanus. — b) Ausgebreitete Reflexkrämpfe können aber auch zustande kommen, wenn die reflexauslösende Reizung sehr heftig ist. Beispiele dieser Art werden auch bei Menschen beobachtet: bei intensiven Neuralgien sah man ausgebreitete Krämpfe auftreten.

Ursachen: exzessive Reizbarkeit,

sehr heftige Reizung.

Die allgemeinen Krämpfe zeigen sich als „Streckkrämpfe“ (auch der Wirbelsäule: Opisthotonus), weil die Kraft der Extensoren die überwiegende ist.

Wirkung des Strychnins.

Das Strychnin, das heftigste, Reflexkrämpfe erregende Gift, wirkt direkt auf die Ganglien des Rückenmarksgraues. Es treten daher auch dieselben Reflexkrämpfe auf, wenn man das Gift (beim Frosche nach Unterbindung des Herzens) direkt auf das bloßgelegte Rückenmark bringt. Nach *Verworn*[11] und *Baglioni*[12] wirkt das Strychnin nur auf die sensiblen Elemente des Rückenmarks erregbarkeitssteigernd, nicht auf die motorischen (Karbolsäure dagegen steigert die Erregbarkeit der motorischen). Auf einen einmaligen Reiz entsteht bei der Strychninvergiftung ein einer Reihe von Impulsen entsprechender Tetanus (mit zahlreichen Schwankungen des Muskelstroms, vgl. § 252): *Baglioni*[12] nimmt an, daß die erste durch den einmaligen Reiz reflektorisch hervorgerufene Muskelzuckung durch Reizung der sensiblen Nervenenden hauptsächlich in den Sehnen und Gelenken sekundäre, immer wiederholte Reizungen auslöst (von *Burdon-Sanderson* u. *Buchanan*[13] bestritten). — In größeren Dosen lähmt Strychnin die motorischen Endapparate (nicht die Muskelsubstanz selbst) und schließlich auch das Rückenmark, so daß der Tod unter Nachlassen der Krämpfe eintritt. Nach *Verworn*[11] kommt die Rückenmarks-

lähmung indirekt zustande, indem das Strychnin in großen Dosen diastolischen Stillstand des Herzens bewirkt (durch direkte Wirkung auf das Herz, nicht durch Vagusreizung), die eintretende Asphyxie ist die Ursache der centralen Lähmung (bestritten von *Biberfeld*[14], *Igersheimer*[15], *Jacobj*[16]). — Hühner sind gegen ziemlich große Dosen Strychnin immun.

Der geordnete Reflex.

III. Der ausgebreitete, wohlgeordnete Reflex — ist dadurch charakterisiert, daß nach Erregung einer sensiblen Faser innerhalb zahlreicher Muskelgruppen Bewegungen komplizierter Art ausgelöst werden, welche den Charakter der Zweckmäßigkeit haben und den Eindruck des willkürlich Intendierten hervorrufen.

Versuche über die Reflextätigkeit des Rückenmarks können bei Kaltblütern (Frosch, Schildkröte, Eidechsen, Aale usw.) einfach nach Abschneiden des Kopfes angestellt werden. Beim Warmblüter führt der starke Blutverlust und der Stillstand der Atmung sehr bald zur Einstellung der Tätigkeit des Rückenmarks (ganz junge Säugetiere können allerdings auch nach dem Köpfen noch einige Zeit Reflexe zeigen). Man verfährt daher beim Warmblüter entweder so, daß man bei künstlicher Atmung die 4 Kopfschlagadern unterbindet, wodurch das Gehirn funktionsunfähig wird, — oder man durchschneidet das Rückenmark im oberen Dorsalteil (wobei die Atmung ungestört bleibt) und beobachtet die Reflexe im Bereiche des vom unteren Abschnitt des Rückenmarks innervierten Körperteils. Bei allen diesen Reflexversuchen muß zunächst das Verschwinden des Schocks (§ 276. 4), der reflexhemmend wirkt, abgewartet werden; er kann kürzere oder längere Zeit bestehen bleiben. — Auch beim Menschen sind nach Kontinuitätstrennungen des Rückenmarks infolge von Erkrankungen oder Unglücksfällen im Bereiche des abgetrennten Rückenmarksabschnittes Reflexe beobachtet worden. Wenn sie allerdings auch häufig vermißt worden sind, so ist das auf Schädigungen des Rückenmarks durch vorhergegangene, lang dauernde Krankheit, begleitende starke Blutungen, Schockwirkungen und ähnliche Momente zurückzuführen.

Zu den ausgebreiteten wohlgeordneten Reflexen im Bereiche des Rückenmarks gehören:

I. Reflexbewegungen der Körpermuskulatur:

Abwehr- und Fluchtbewegungen.

1. Die Abwehr- und Fluchtbewegungen. — Dekapitierte Frösche ziehen das Bein zurück, wenn die Zehen mit einer Pinzette gekniffen werden, — oder wenn der Fuß in verdünnte Säure eingetaucht wird. Sie wischen auf die Haut aufgetupfte Säure sehr geschickt unter Zuhilfenahme aller vier Extremitäten weg. Sogar ausgeschnittene Stücke Aal wenden sich noch zweckmäßig von einem angebrachten intensiven Reize (Flamme) fort. Der Schwanz des dekapitierten Triton, der Eidechse, des Molches, des Aales, der Natter wendet sich einem sanften Streichen zu, hingegen von einem heftigen Reiz ab (*Luchsinger*[17]). — Hunde mit durchtrenntem Rückenmark kratzen gekitzelte Hautstellen mit den Hinterpfoten, wie unverletzte Tiere (vgl. *Sherrington*[18]); usw.

Alle diese Bewegungen finden anscheinend mit Überlegung und unter Aufbietung der am zweckmäßigsten zu verwendenden Muskelgruppen statt, so daß *Pflüger*[19] dieselben als von einer „Rückenmarksseele“ geleitet bezeichnet hat, eine Anschauung, die heute aufgegeben ist.

Lokomotionsbewegungen.

2. Die Lokomotionsbewegungen (*Trendelenburg*[20]). — Die koordinierten Bewegungen, welche der Ortsveränderung dienen (Gehen, Laufen, Springen, Schwimmen, Fliegen), bei denen stets zahlreiche Muskeln des Körpers in bestimmter Stärke und in bestimmter Reihenfolge sich contrahieren müssen, sind durch Reflexmechanismen bedingt, die im Rückenmarke liegen, obwohl unter normalen Verhältnissen die höheren Abschnitte des Centralnervensystems (Mittelhirn, Kleinhirn, Medulla oblongata) in den Ablauf dieser Bewegungen vielfach modifizierend eingreifen. Die lokomotorischen Bewegungen, die vom isolierten Rückenmark erhalten werden können, sind natürlich bei verschiedenen Tierarten verschieden; sie hängen aber vor allen Dingen ab von der besonderen Art der Ortsbewegung, die das normale Tier entsprechend

seiner Lebensweise hat. Sie werden daher verschieden sein müssen, je nachdem das Tier zu Wasser oder zu Lande lebt, je nachdem es beim Gehen nur 2 Extremitäten oder 4 benutzt, je nachdem es im Trab oder in einer anderen Gangart (vgl. pag. 529) sich fortbewegt usw. Von den sehr zahlreichen Beobachtungen dieser Art (vgl. *Trendelenburg*[20]) seien die folgenden angeführt: Haifische schwimmen normal nach Abtrennen des Kopfes oder Durchschneiden des Marks (*Steiner*[21], *Bethe*[22]); Frösche mit durchschnittenem Rückenmark führen Kriech-, Sprung-, Schwimmbewegungen aus (*Schrader*[23], *Bickel*[24]), ebenso Froschlarven und junge Fröschchen (*Babák*[25]); geköpfte Schlangen wickeln sich um den Arm, um ein Kaninchen herum (*Osawa* u. *Tiegel*[26]); der abgeschnittene Hinterteil der Eidechse macht normale Ortsbewegungen (*Steiner*[21]); geköpfte Vögel vermögen noch eine Strecke weit zu laufen, Tauben machen nach Durchschneidung des Rückenmarks an der Grenze von Brust und Lendenmark mit den Beinen und dem Schwanz Bewegungen zur Erhaltung des Gleichgewichtes (*Singer*[27]); Enten führen nach Durchschneidung des Halsmarks (künstliche Atmung) und Entfernung des Kopfes Schwimmbewegungen aus (*Tarchanoff*[28]); Hunde mit durchtrenntem Rückenmark machen beim Emporheben mit den herunterhängenden Hinterbeinen Bewegungen in der Weise, daß gleichzeitig mit der Beugung des linken Beins das rechte gestreckt wird und umgekehrt (*Freusberg*[29], *Sherrington*[18]); sie können eine Zeitlang auf allen Vieren stehen und sogar gehen; bei jungen Ziegen und Katzen bewirkt nach Durchschneidung des Rückenmarks an der Grenze der Medulla (künstliche Atmung) schwache Reizung eines Beines Bewegung in der diagonal gegenüberliegenden Extremität (gekreuzte Reflexe); dieser Reflex fehlt bei solchen Tieren, die nicht im Trab gehen (*Luchsinger*[17]), usw.

Umklammerungsreflex.

3. Der *Goltz*sche[30] Umklammerungsreflex. — Das Rumpfstück des Froschmännchens, zwischen Schädel und 4. Wirbel, umklammert (zur Zeit der Umarmung der Frösche im Frühlinge) jeden festen Gegenstand, der die Brusthaut leicht reizend berührt. Nach *Steinach*[31] ist die Vorzugsstelle für die Auslösung des Reflexes die Daumenschwiele des Froschmännchens, die Brusthaut kommt erst in zweiter Linie in Betracht.

Der Reflex hört sofort auf nach schwacher Reizung der Sehhügel (Hemmungscentrum, (vgl. § 276. 2) (*Tarchanoff*[32], *Albertoni*[33]). Nach Entfernung der Hemmungscentren kann auch außerhalb der Brunst durch Reizung der Daumenschwielen der Umklammerungsreflex ausgelöst werden. Nach der Kastration bleibt der Reflex aus, nach Injektion von Hodensubstanz in den Rückenlymphsack tritt er wieder auf (*Steinach*[31]).

Muskeltonus.

4. Der Muskeltonus. — Man hat früher dem Rückenmarke auch noch automatische Funktionen (vgl. § 279) zugesprochen, und zwar für eine gewisse mittlere aktive Spannung der Muskeln, die man als Tonus bezeichnet. Den Tonus der quergestreiften Fasern wollte man beweisen durch das Zurückziehen der Enden eines durchschnittenen Muskels, allein dies rührt einfach daher, daß die Muskeln alle etwas über ihre normale Länge gedehnt sind (pag. 471), weshalb auch die gelähmten Muskeln (die doch den nervösen Tonus verloren haben müßten) ganz dasselbe zeigen. Auch die stärkere Contraction gewisser Muskeln nach Lähmung ihrer Antagonisten, ferner die Verziehung des Gesichtes nach der gesunden Seite bei einseitiger Facialislähmung hat man für den Tonus angeführt. Allein diese Erscheinungen rühren lediglich daher, daß nach Tätigkeit der intakten Muskeln es an Kräften fehlt, die betreffenden Teile wieder in die normale mittlere Ruhelage zurückzuführen.

Brondgeests Reflextonus.

Bringt man jedoch einen dekapitierten Frosch durch Aufhängen in eine abnorme Lage, so beobachtet man, daß, wenn auf einer Seite der Hüftnerv oder die hinteren Wurzeln der Nerven eines Beines durchschnitten wurden, dann auf dieser Seite das Bein schlaff niederhängt, während es auf der intakten Seite etwas angezogen gehalten wird. Die sensiblen Nerven des niederhängenden Beines werden durch das Gewicht des letzteren dauernd in gelinde Reizung versetzt, so daß hierdurch ein leichtes reflektorisches Aufwärtsziehen des Beines stattfindet, welches unterbleibt, sobald die sensiblen Nervenfasern des Beines gelähmt sind: „Reflextonus“ (*Brondgeest*[34]). [Man vergleiche hiermit die Angaben über die Erhöhung der Erregbarkeit der vorderen Wurzeln durch die hinteren, pag. 636.]

Enthirnungsstarre.

Nach Exstirpation beider Großhirnhemisphären beobachtete *Sherrington*[35] beim Affen, Hund, Katze, Kaninchen, Meerschweinchen einen eigentümlichen Zustand von Starre, der in erster Linie durch tonische Contraction der gesamten Streckmuskulatur verursacht wird: „Enthirnungsstarre“. Die Starre schwindet sofort nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln; sie wird also durch centripetal zufließende Impulse verursacht. Die Starre kann durch Reizung verschiedener Gegenden des Centralnervensystems sowie auch verschiedener peripherer Nerven gehemmt werden.

Reflexe auf innere Organe.

II. Reflexe auf innere Organe — nämlich Auge, Rectum, Blase, männlichen und weiblichen Genitalapparat, Gefäßmuskulatur, Schweißdrüsen, vgl. § 277.

Owsjannikow[36] hat angegeben, daß geordnete Reflexe gleichzeitig in weit von einander liegenden Stellen des Rückenmarks in der Regel nach Entfernung der Medulla oblongata nicht mehr stattfänden; die Medulla oblongata sollte danach ein Reflexorgan höherer Ordnung enthalten, welches erst die verschiedenen Reflexprovinzen im Rückenmarke miteinander in Verbindung setzte. Es kann jedoch keinem Zweifel unterliegen, daß ausgebreitete wohlgeordnete Reflexe auch von dem Rückenmark allein, ohne Medulla oblongata, vermittelt werden können.

Anatomische Grundlage der Reflexe.

Die anatomische Grundlage für das Zustandekommen der Reflexe ist in den sogenannten Reflexkollateralen gegeben. Ein Teil der Fasern der hinteren Wurzel verläuft durch das Hinterhorn hindurch nach vorn und löst sich hier auf um die großen motorischen Zellen des Vorderhorns; außerdem geben die im Hinterstrange auf- und absteigenden Äste der hinteren Wurzelfasern auf ihrem Verlaufe überall Kollateralen ab, welche in gleicher Weise bis zu den Ganglienzellen des Vorderhorns gelangen (vgl. pag. 663). Endlich sind die einzelnen Niveaus der grauen Substanz des Rückenmarks durch die Assoziations- oder Strangzellen vielfach miteinander verbunden (pag. 648). So ist anatomisch für jeden durch eine hintere Wurzelfaser zugeleiteten Reiz die Möglichkeit vorhanden, sowohl zu den Ganglienzellen des Vorderhorns im gleichen Niveau zu gelangen, als auch sich mehr oder weniger im Rückenmark nach oben oder unten auszubreiten.

Ausbreitung der Reflexe.

Über die Art und Weise der Ausbreitung der Reflexe im Rückenmark hat *Pflüger*[19] (nach Beobachtungen am Menschen) eine Reihe von Gesetzen aufgestellt, die aber heute nicht mehr als allgemeingültig angesehen werden können, da zahlreiche Abweichungen davon an Tieren mit isoliertem Rückenmark beobachtet sind (*Luchsinger*[17], *Sherrington*[18]). Jede sensible Wurzel findet in ihrem eigenen Spinalsegmente einen motorischen Reflexweg, der der Entladung den geringsten Widerstand leistet (einfacher Reflex). Es gibt aber auch in benachbarte und weitere Segmente hinein Reflexwege, es besteht eine funktionelle Zusammengehörigkeit motorischer Zellengruppen für gewisse Muskelgruppen, welche synergetisch wirken. Die langen Assoziationswege im Rückenmark sind primär ungekreuzt, gekreuzte Leitung scheint besonders zu existieren zwischen nicht weit voneinander entfernten Segmenten. Der gekreuzte Reflexweg ist in verschiedenen Höhen des Rückenmarks verschieden leicht passabel. Gekreuzt verläuft der Reflex leicht von der Vorder- zur Hinterextremität; hingegen vom Hinterglied leichter zum Hinterglied der anderen Seite (*Sherrington*[18]).

Legt man alternierende Halbquerschnitte im Rückenmarke an, so kann sich dennoch die Reflexerregung aufwärts fortpflanzen, sie muß also bilateral in Schlangenwindungen verlaufen. Je mehr Schnitte, desto stärker muß aber der sensible Reiz sein (*Rosenthal*[37]).

Die Reflexbewegungen zeigen charakteristische Unterschiede gegenüber den Bewegungen, die durch Reizung des motorischen Nerven ausgelöst werden.

Ort der Reizeinwirkung.

1. Die Reflexe lassen sich leichter und in vollendeterer Weise auslösen, wenn das spezifische Endorgan des centripetalleitenden Nerven die Erregung aufnimmt, als wenn der Stamm des Nerven in seinem Verlauf gereizt wird (*Marshall Hall* 1837, *Fick* u. *Erlenmeyer*[38]).

Art des Reizes.

Sherrington[18] zeigte, daß der Art nach verschiedene Erregungen verschiedene Reflexbewegungen bewirken können. So hat z. B. beim Hund Druck oder Streckung der Haut des Fußballens eine Extension der Extremität zur Folge, ein Stich in die Fußballengegend ruft dagegen eine Flexion hervor. Aber auch die Stellung des Gliedes, an welchem die Reflexbewegung stattfindet, ist maßgebend für den Erfolg des Reizes; derselbe Reiz kann je nach der Lage, in welcher sich das Glied (Bein, Schwanz) befindet, zu verschiedenen und oft entgegengesetzten Reflexen (Reflexumkehr) führen (*Magnus*[39]). Die Erregung fließt nach einem von *v. Uexküll*[40] bei Wirbellosen zuerst beobachteten Gesetz am leichtesten den Centren derjenigen Muskeln zu, die sich im Zustand der größten Dehnung befinden.

Stellung des Gliedes.

Reizstärke.

2. Zur Auslösung einer Reflexbewegung bedarf es einer stärkeren Reizung, als zur direkten Reizung des motorischen Nerven. Die durch einen ausreichend starken Reiz hervorgerufene Reflexbewegung stellt sofort eine ziemlich starke Zuckung dar, welche bei wachsender Reizstärke nicht mehr an Größe zunimmt (vgl. pag. 491).

Summation schwacher Reize.

3. Schwache Reize, welche, einmal appliziert, nicht imstande sind, Reflexe auszulösen, vermögen dies durch Wiederholung. Es findet dann im Rückenmarke, welchem die einzelnen Reize zugeführt werden, eine „Summation“ derselben statt.

Zu einem solchen Effekte reichen bereits drei schwache Reize in einer Sekunde hin: am wirksamsten scheinen 16 in einer Sekunde zu sein, darüber hinaus ist keine intensivere Wirkung möglich (*J. Rosenthal*[37], vgl. *Ward*[41]).

Dauer der Reflexbewegung und die Reflexzeit.

4. Die reflektorisch erregte Bewegung ist von kürzerer Dauer, als die gleiche willkürlich ausgeführte.

5. Die Reizübertragung im Reflexcentrum erfordert eine erheblich längere Zeit als die bloße Fortleitung des Reizes im peripheren Nerven. Nach Einwirkung des Reizes verläuft (beim Frosche) bis zum Eintritt der Zuckung etwa zwölfmal so lange Zeit, als die, welche während der Leitung in den sensiblen und motorischen Nerven verstreicht (§ 246) (*v. Helmholtz*[42], 1854). Es setzt somit das Rückenmark dem zeitlichen Verlaufe der Erregung durch dasselbe Widerstände entgegen, die größer sind als die im peripheren Nerven.

Einflüsse auf die Reflexzeit.

Die **„Reflexzeit“** — d. h. die Zeit der Reizübertragung innerhalb der Ganglienzellen des Rückenmarks beträgt beim Frosche im Mittel an verschiedenen Muskeln 0,008 bis 0,015 Sekunden (*Wundt*[43]), 0,012 bis 0,022 Sekunden (*Buchanan*[44]). Diese Zeit nimmt noch um ein Drittel und mehr zu, wenn die Leitung auf die andere Seite übergeht oder durch die Länge des Rückenmarks hindurch (von der sensiblen Wurzel der vorderen Extremität bis zur motorischen des Hinterbeins). Wärme verkürzt die Reflexzeit und steigert die Reflextätigkeit. Erniedrigung der Temperatur (Winterfrösche), ebenso die oben aufgeführten reflexsteigernden Gifte verlängern die Reflexzeit während gleichzeitiger Erhöhung der Reflexerregbarkeit. Umgekehrt nimmt die Reflexzeit ab mit steigender Reizstärke und kann so selbst von minimaler Dauer werden (*J. Rosenthal*[37]).

Bestimmung der Reflexzeit.

Man kann die Reflexzeit bestimmen, indem man das Moment der Reizung der sensiblen Faser und das Moment der Zuckung zeitlich markiert. Von dem so gefundenen Werte ist abzuziehen die Zeit, welche die Leitung in den beiden Nervenbahnen beansprucht (§ 246), sowie die Dauer der latenten Reizung (pag. 490) (*v. Helmholtz*[42], *J. Rosenthal*[37], *Exner*[45], *Wundt*[43]).

Direkte Reizung der Centra.

Die Reflexcentra können außer durch centripetal zufließende Reizung auch direkt erregt werden durch über 40° C erhitztes und durch Erstickungsblut oder durch plötzliche und totale Anämie infolge von Aortenunterbindung, — ebenso durch einige Gifte: Pikrotoxin, Nicotin, Baryumverbindungen (*Luchsinger*[17]).

Bei Versuchen hierüber muß das Rückenmark (z. B. am letzten Brustwirbel) gegen 20 Stunden vorher durchtrennt sein, damit sich dasselbe von der Erschütterung erholt hat. Auch sind am unteren Teile (um etwaige Reflexbeeinflussungen auszuschließen) die hinteren Wurzeln vorher zu durchtrennen. Wird bei so vorgerichteten Katzen Dyspnoe erregt, oder deren Blut überhitzt, so treten im Bereiche des unteren Markteiles Streckkrämpfe, Gefäßcontraction, Schweißsekretion, Entleerung der Blase und des Mastdarms ein, sowie Bewegung des Uterus und der Samenleiter; ähnlich wirkt die Verabreichung maneher Gifte (wie Pikrotoxin) (*Luchsinger*[17], *v. Schroff*[46]). Bei Tieren mit abgetrennter Medulla oblongata werden sogar auf solche Weise rhythmische Atembewegungen hervorgerufen, wenn das Rückenmark durch Strychningaben oder Hitzeeinwirkung vorher hoch erregbar gemacht war (*v. Rokitansky*[47], *v. Schroff*[46]) (§ 281).

276. Hemmung der Reflexe.[48] Theorie der Reflexe.

Unter bestimmten Bedingungen können Reflexe, die sonst auf einen bestimmten Reiz auftreten, ausbleiben, gehemmt werden. Dabei handelt es sich nicht etwa nur um eine Contraction antagonistisch wirkender Muskeln (was allerdings auch vorkommt, so z. B. bei der Hemmung durch den Willen), sondern um eine Aufhebung der Erregung im Reflexcentrum.

Willkürliche Hemmung der Reflexe.

1. Durch das Willensorgan — können sowohl im Bereiche des Gehirnes als auch des Rückenmarks Reflexe willkürlich gehemmt werden. Beispiele: Offenhalten des Auges bei Berührung des Bulbus, — Hemmung der Bewegung beim Kitzeln der Haut. Die Unterdrückung der Reflexe ist hierbei jedoch nur bis zu einem gewissen Grade möglich, — bei starkem und oft wiederholtem Reizangriff siegt schließlich die Reflexanregung über den Willen. Es können ferner überhaupt nicht solche Reflexbewegungen unterdrückt werden, welche auch niemals als willkürliche Bewegungen ausgeführt werden können. So können die Erektion, die Ejaculation, der Gebärakt, die Bewegungen der Iris weder willkürlich direkt ausgeführt, noch auch, wenn sie einmal reflektorisch erregt sind, durch den Willen unterdrückt werden.

In manchen Fällen scheint es schon zur Reflexhemmung zu genügen, wenn die Aufmerksamkeit auf das Vollziehen einer solchen, etwas komplizierten Reflexbewegung gerichtet wird. Manche vermögen z. B. nicht zu niesen, wenn sie intensiv an den Vorgang dieser Bewegung denken; indem der Wille, gewissermaßen voreilend, das Reflexcentrum durch den Gedanken zu beherrsehen beginnt, ist der normale Ablauf der Reflexerregung für den von der Peripherie herkommenden Reiz gestört (*Schlösser*[49]).

Den hemmenden Einfluß des Großhirns beim Frosch demonstriert der *Goltz*sche[30] Quarrversuch: ein Frosch, dem die Großhirnhemisphären fortgenommen worden sind, läßt jedesmal seine Stimme ertönen, sobald man seine Rückenhaut streichelt. Beim intakten Tier wird dieser Reflex durch das Großhirn gehemmt.

Hemmung durch Setschenows Centrum.

2. Als *Setschenow*sches[50] Hemmungscentrum — wird ein zweiter cerebraler Apparat bezeichnet, der jederseits beim Frosche im Seh- und Vierhügel belegen ist. Abtrennung dieser Teile durch einen Schnitt erhöht die Reflexerregbarkeit, Reizung der unteren Schnittfläehe (durch Kochsalz oder Blut) unterdrückt umgekehrt die Reflexbewegungen. Der Erfolg kann auch bei der Operation auf nur einer Seite beobachtet werden. Aus 1. und 2. erklärt sich, daß Reflexe nach Ausschaltung des Gehirns regelmäßiger auftreten und leichter hervorgerufen werden können.

Hemmung durch Reizung sensibler Nerven.

3. Stärkere Reizung eines Gefühlsnerven — unterdrückt die Reflexbewegungen. Es unterbleibt sogar der Reflex, wenn der ihn auslösende centripetalleitende Nerv sehr stark gereizt wird (*Freusberg*[51], *A. Fick* u. *Erlenmeyer*[38]). Beispiele: Unterdrückung des Niesens durch Friktion der Nase, Unterdrückung der Bewegung beim Kitzeln durch Beißen auf die Zunge. Heftige Schmerzen der Unterleibsorgane (Darm, Uterus, Nieren, Leber, Blase) ziehen Unvermögen zum Gehen und Stehen nach sich. Hierher ist auch zu rechnen das Niederfallen bei Verwundungen nervenreicher innerer Organe, welche an sich weder wegen Verletzung motorischer Nerven, noch auch wegen Blutverlust das Vermögen, sich aufrecht zu erhalten, beeinträchtigen würden. — Auch Erregungen der Centralorgane durch andere centripetale Zuleitungen (durch die Sinnesorgane, Geschlechtsnerven etc.) vermindern die Reflexe in anderen Bahnen.

Schock.

4. Auf jeden gröberen Eingriff in den normalen Zusammenhang des Nervensystems folgt ein Zustand von Schwächung oder vollständiger Aufhebung der Reflexaktion, der nach einiger Zeit wieder zurückgeht; diese Erscheinung wird als „Schock“ bezeichnet. So sind sofort nach Durchschneidung des Rückenmarks bei Frosch, Hund, Katze in dem abgetrennten Rückenmarksabschnitt überhaupt keine Reflexe hervorzurufen, dieselben kehren aber nach kurzer Zeit zurück. Beim Affen (und ebenso auch beim Menschen) ist dagegen die Schockwirkung viel ausgesprochener und hält längere Zeit an (*Sherrington*[52]).

Der Schock nach Durchtrennung des Rückenmarks zeigt sich nur in dem abwärts von der Durchschneidungsstelle gelegenen Rückenmarksabschnitt: Durchschneidung unterhalb der Halsanschwellung stört die Reflexe im Bereich der oberen Extremität nicht. Ist nach einer hohen Rückenmarksdurchschneidung die Schockwirkung nach einiger Zeit verschwunden, so kann sie durch eine zweite Durchschneidung weiter unten aufs neue hervorgerufen werden.

Hemmung durch stärkere Reflexe.

5. Während eines sehr energisch sich vollziehenden Reflexes (z. B. Ejaculation) ist die Auslösung eines minder starken (z. B. Husten) suspendiert.

Wirkung der Gifte.

6. Gewisse Gifte — setzen die Reflexerregbarkeit herab, wie Chloroform, Pikrotoxin, Morphin, Chinin, Bromkalium u. a., wahrscheinlich nach schnell vorübergehender Erhöhung. — Konstante Ströme, der Länge nach durch das Rückenmark gesendet, schwächen die Reflexe (*Ranke*[53]), namentlich absteigende (*Legros* u. *Onimus*[54], *Uspensky*[55]).

Werden Frösche in O-freier Luft asphyktisch paralysiert, so ist das Gehirn und Rückenmark völlig unerregbar, also zur Reflexauslösung unfähig geworden. Die motorischen Nerven und die Muskeln haben jedoch sehr wenig an ihrer Erregbarkeit gelitten (*Aubert*[56]). Im Zustande der Apnoe sollen die Krämpfe bei Vergiftung mit Strychnin ausbleiben (*Leube*[57], *Uspensky*[58]); die Deutung ist nicht klar. Vielleicht handelt es sich um eine Reflexhemmung (vgl. oben 3) infolge der Dehnung der Hautnerven von Brust und Bauch durch die künstlichen Atembewegungen (*Ebner*[59], *Buchheim*[60], *Pauschinger*[61]).

Prüfung der Reflexerregbarkeit.

Nach der Methode von *Türck*[62] — prüft man beim dekapitierten Frosche den Grad der Reflexerregbarkeit dadurch, daß man die Zeit bestimmt, welche verstreicht von dem Eintauchen der Pfote in verdünnte Schwefelsäure bis zum Eintreten der Abwehrbewegung. Nach Betupfung der Lobi optici mit Blut oder auch nach Reizung eines sensiblen Nerven ist die Zeit verlängert.

Theorie der Reflexbewegungen.

Theorie der Reflexe. — Die Tatsache, daß durch einen sensiblen Reiz entweder nur ein einfacher oder ein ausgebreiteter, wohlgeordneter Reflex oder endlich ein allgemeiner Reflexkrampf ausgelöst werden kann, hat man durch die Annahme zu erklären gesucht, daß sich der Ausbreitung und Fortleitung des zugeleiteten Reizes Widerstände von verschiedener Größe in den Weg stellen. Der geringste Widerstand liegt in der Richtung zu denjenigen motorischen Neuren, welche in gleichem Markniveau derselben Seite austreten.

Einfacher Reflex. So entsteht bei den schwächsten Reizen der einfache Reflex, der sich im allgemeinen als einfachste Schutz- oder Abwehrbewegung für die Stelle des sensiblen Eingriffes zu erkennen gibt. In der Richtung zu anderen motorischen Ganglienzellen sind der Fortleitung der Erregung größere Widerstände entgegengesetzt. Soll gleichwohl der Reflex auch auf diese Bahnen übergehen, so muß entweder der auslösende Reiz erheblich verstärkt werden, oder es muß der Widerstand innerhalb der Leitung abnehmen. Letzteres geschieht durch Einwirkung der erwähnten Gifte, sowie auch unter dem Einflusse allgemeiner, gesteigerter, nervöser Reizbarkeit (Hysterie, Nervosität). So kann bei Verstärkung des Reizes, oder bei Herabsetzung der Leitungswiderstände im Rückenmarke der ausgebreitete Reflexkrampf entstehen. Von denjenigen Mitteln, welche die Reflexe erschweren oder verhindern, muß man dann annehmen, daß sie in die Leitungsbahnen des Reflexbogens größere Widerstände setzen. In ähnlicher Weise müßte die Wirkung der reflexhemmenden Einflüsse interpretiert werden, so daß durch die reflexhemmende Erregung gleichfalls ein Widerstand in den Reflexbogen hineingeleitet werden würde. Zur Erklärung des ausgebreiteten wohlgeordneten Reflexes muß man annehmen, daß durch öftere Inanspruchnahme nervöser Bahnen die Widerstände in denselben vermindert werden, und daß diese Veränderung durch Vererbung übertragen werden kann. So würde es sich erklären, daß diejenigen Ganglienzellengruppen, welche den Reiz zunächst empfangen, mit solchen in die bestleitende Verbindung gesetzt sind, welche den Reiz auf diejenigen Muskelgruppen übertragen, deren Tätigkeit den Körper oder das betreffende Glied etwaigen schädlichen Einwirkungen des Reizes am besten durch eine geordnete, zweckmäßige Bewegung entzieht. So erregt ein Reiz jedesmal eine durch Übung koordinierte Ganglienzellengruppe, welche mit einem harmonischen, zusammengehörigen Bewegungsmechanismus den Reiz beantwortet.

Ausgebreiteter Reflexkrampf.

Hemmung der Reflexe.

Wohlgeordneter Reflex.

Pathologisches: Schwächung oder Erlöschen der Reflexe. **Pathologisches:** — Bei tiefem Gesunkensein der gesamten Nerventätigkeit, wie nach Erschütterungen, Kompression, Entzündungen der Centralorgane, in der Asphyxie, im tiefen Coma und infolge mancherlei Vergiftungen treten die Reflexe oft bis zum Aufhören zurück. Bei Durchtrennung des oberen Rückenmarkes beim Menschen (und Affen) wird Aufhören der Reflexe im unteren abgetrennten Teile oft beobachtet (vgl. pag. 657, Schock). — Bei Erkrankungen des Centralnervensystems ist das Verhalten der Reflexe von hoher diagnostischer Bedeutung; zur Untersuchung dienen besonders die pag. 650 aufgeführten Sehnen- und Hautreflexe. Bei Tabes dorsalis fehlt der Patellarreflex fast konstant, bei spastischer Spinalparalyse ist er abnorm stark.

Reflexe im Schlafe und in der Narkose. Beim Einschlafen — (§ 287) zeigt sich vorübergehende Steigerung der Reflexe, im ersten Schlafe sind die Reflexe abgeschwächt, die Pupillen eng. Im festen Schlafe fehlen Bauch-, Cremaster- und Patellarreflex, Kitzeln der Sohle und der Nase wirkt erst bei gewisser Stärke. — In der Narkose (z. B. durch Chloroform und Morphin) schwinden zuerst der Bauch-, dann der Conjunctival- und Patellarreflex [endlich verengern sich die Pupillen] (*O. Rosenbach*[63]).

277. Reflexcentra im Rückenmarke.

Die Reflexcentra des Rückenmarkes. Während für die Reflexbewegungen der Körpermuskulatur (Abwehr- und Fluchtbewegungen, Lokomotionsbewegungen, Muskeltonus, vgl. pag. 652) die graue Substanz des Rückenmarks in ihrer ganzen Ausdehnung oder doch in verschiedenen voneinander entfernten Bezirken als Centrum angesehen werden muß, sind die Reflexcentra für die inneren Organe an ganz bestimmten Stellen des Rückenmarks gelegen. Diese Centra vermögen zwar ihre Tätigkeit selbst dann beizubehalten, wenn das Rückenmark von der Medulla oblongata abgetrennt ist, — ferner können auch die im unteren Rückenmarksteile liegenden Centra nach Abtrennung des oberen Teiles tätig bleiben, allein im normalen Körper sind diese Rückenmarkscentra in ihrer Tätigkeit anderen, höheren Reflexcentren der Medulla oblongata untergeordnet. Man kann diese Centra daher auch als subordinierte Spinalcentra bezeichnen. Ferner kann auch das Großhirn teils durch Erregung von Vorstellungen, teils als Willensorgan durch Anregung oder Unterdrückung der Reflexe Einfluß auf einzelne subordinierte Spinalcentren haben.

Subordinierte Centra.

Centrum der Pupillendilatation. 1. Das Centrum für die Pupillenerweiterung — liegt vom unteren Cervicalteil an abwärts im Bereich des ersten bis dritten Brustwirbels

(*Budge*[64], Centrum ciliospinale), und zwar wahrscheinlich in Zellen des Seitenhornes (*Jacobsohn*[65]). Es wird durch Verdunkelung des Gesichtsfeldes erregt; beim Menschen reagieren beide Pupillen zugleich auf die Beschattung einer Netzhaut (vgl. N. opticus und Iris). Einseitige Exstirpation dieser Rückenmarkspartie verengt das Sehloch derselben Seite. Die motorischen Fasern (die hier im Rückenmarke auch ihr trophisches Centrum haben, *Langendorff*[66]), treten durch die vorderen Wurzeln der drei obersten Brustnerven (Katze) in den Halssympathicus über (vgl. pag. 613 und 640) und enden an den Ganglienzellen des Ganglion cervicale supr.; von da aus verlaufen die postganglionären Fasern (vgl. § 272) zum M. dilatator pupillae.

Bei Ziegen und Katzen kann dieses Centrum (abgetrennt von der Medulla oblongata) direkt durch dyspnoetische Blutmischung erregt werden, ebenso reflektorisch durch Erregung sensibler Nerven (z. B. des N. medianus), zumal wenn das Rückenmark durch Strychnin oder Atropin in gesteigerte Erregbarkeit versetzt ist (*Luchsinger*[53]). Nach totaler oberer Halsmarksdurchtrennung hat nachträgliche Sympathicusdurchschneidung Verengerung der Pupillen zur Folge (*Luchsinger*[67], *Steil*[68]). (Über das in der Medulla oblongata liegende obere Dilatatorencentrum siehe § 280. 9.)

Centrum der Defäkation.

2. Das Centrum für die Kotentleerung, — Centrum anospinale. Die centripetalleitenden Nerven liegen in den Pl. haemorrhoidalis und mesentericus inferior, das Centrum am 5. (Hund) oder 6.—7. (Kaninchen) Lendenwirbel; die centrifugal leitenden Fasern liegen im N. hypogastricus (aus dem 2.—4. Lumbalnerven, unterbrochen im Gangl. mesenteric. infer.) und im N. erigens (aus dem 2. und 3. Sakralnerven); von beiden Bahnen kann Contraction und Erschlaffung der Sphincteren erzielt werden. Über die Erregung dieses Centrums und seine Unterordnung unter das Großhirn siehe § 106.

Nach Durchschneidung des Rückenmarkes sahen *Goltz* u. *Freusberg*[69], daß sich der anfänglich gestörte Afterschluß wieder herstellt; der Afterschließer contrahiert sich rhythmisch um den eingeführten Finger. — Nach Exstirpation des Lendenmarkes verliert der Sphincter ani zuerst seinen Tonus, doch stellt sich dieser, ebenso wie regelmäßige Kotentleerung in der Folge teilweise wieder her (*Goltz* u. *Ewald*[70]). Der Muskel entartet nicht, vielleicht liegt sein trophisches Centrum im Ganglion mesentericum. Nach *L. R. Müller*[71] ist aber der M. sphincter ani externus definitiv gelähmt, nur die glatte Muskulatur des M. sphincter ani internus bewirkt den Afterschluß.

Centrum der Harnentleerung.

3. Das Centrum für die Harnentleerung, — Centrum vesicospinale liegt im lumbalen und sakralen Teile des Rückenmarks, die centrifugalen Fasern verlaufen wie bei 2. durch den N. hypogastricus und N. erigens. Über seine Funktion vgl. § 181.

Centrum der Erektion.

4. Das Centrum für die Erektion — (*Goltz*[69], *Eckhard*[72]) liegt im Lendenteile. Die centripetalen Nerven sind die Gefühlsäste des Penis, die centrifugalleitenden sind für die Arteria profunda penis die gefäßerweiternden Nerven aus dem 1.—3. Sakralnerven (*Eckhards* Nervi erigentes, vgl. *Sherrington*[73], *Langley* u. *Anderson*[74]), für die Mm. ischiocavernosus und transversus perinei profundus die Bewegungsfasern aus dem 3.—4. Sakralnerven. Letztere können auch willkürlich erregt werden, erstere auch zum Teil vom Gehirn aus durch Richtung der Gedanken auf die Geschlechtstätigkeit. *Eckhard* sah auch Erektion nach Reizung höherer Rückenmarksteile (ebenso *Landois* beim Menschen), sowie des Pons und der Crura cerebri.

Centrum der Ejaculation.

5. Das Centrum für die Ejaculation. — Die sensiblen Nerven des Penis (N. dorsalis penis) sind die anregenden, das Centrum liegt am 4. Lenden-

wirbel (Kaninchen), die motorischen Fasern der Samenleiter entstammen dem 4. und 5. Lumbalnerven, welche in den Grenzstang des Sympathicus und endlich von hier zu den Samenleitern hintreten. Für den M. bulbocavernosus, den Herausschleuderer des Samens aus dem Bulbus der Harnröhre, liegen die motorischen Fasern im 3. und 4. Sakralnerven (Nn. perinei). Durch mechanische Reizung des Lendenmarkes (Meerschweinchen) läßt sich Ejaculation erzielen (*Spina*[75]).

Nach *L. R. Müller*[71] kann aber beim Hunde auch nach Exstirpation des unteren Teiles des Rückenmarkes Erektion und Ejaculation stattfinden, ebenso beim Menschen mit Zertrümmerung des unteren Rückenmarks (vgl. unten).

Centrum des Gebäraktes.

6. Das Centrum für den Gebärakt — im Lumbarteil des Rückenmarks: die centripetalen Fasern kommen vom Pl. uterinus, in welchen auch vom Rückenmarke her die motorischen Fasern eintreten. *Goltz* u. *Freusberg*[69] beobachteten Begattung und Geburt bei einer Hündin mit am 1. Bauchwirbel durchschnittenem Marke. Beobachtungen bei Frauen mit durchtrenntem Rückenmarke ergaben dasselbe; es trat normale Geburt mit nachfolgender Involution des Uterus und Milchabsonderung ein (*Routh*[76]). Aber sogar nach vollständiger Zerstörung des Rückenmarks können die Vorgänge der Conception, Gravidität und Geburt sich in normaler Weise abspielen (*Goltz* u. *Ewald*[70]).

Centra der Gefäßnerven.

7. Gefäßnervencentra, — und zwar sowohl vasomotorische als auch vasodilatatorische, finden sich durch die ganze spinale Achse verbreitet. Zu diesen ist auch das Milzcentrum (*Bulgak*[77]) zu rechnen (1. bis 4. Halswirbel, Hund). Sie werden reflektorisch erregt, — sind aber außerdem den dominierenden Centren der Medulla oblongata (§ 284 und § 285) untergeordnet. Auch psychische Erregungen (Großhirn) vermögen sie zu beeinflussen (§ 290).

Centra der Schweißsekretion.

8. Centra der Schweißsekretion, — vielleicht in analoger Verteilung wie die Gefäßnervencentra (§ 188).

Exstirpation des Rückenmarks.

Die Zerstörung des unteren Teiles des Rückenmarks (Hund) bis zum Halsmark hinauf hat neben Verlust des Gefühles und der Bewegung Abnahme der Körpertemperatur des unteren Körperabschnittes zur Folge, jedoch (bei größter Sorgfalt) keine Gewebszerstörungen, nur die Knochen erscheinen sehr morsch. Der After klafft nur anfangs, später erhält jedoch der Schließer seinen völligen Tonus wieder und contrahiert sich spontan rhythmisch (vgl. unter 2.), während alle anderen gelähmten Körpermuskeln entarten. Auch regelmäßige Kotentleerung stellt sich wieder ein. Die anfängliche Blasenlähmung bessert sich. Erektion, Ejaculation, der Gebärakt, das Säugen verlaufen normal. Der Tonus der Blutgefäße stellt sich nach einigen Tagen wieder her, die Körperwärme kann, freilich nur in gewissen Grenzen, reguliert werden (*Goltz* u. *Ewald*[70], *L. R. Müller*[71]). Diese Beobachtungen zeigen, daß die aufgeführten Funktionen, wenigstens bis zu einem gewissen Grade, auch ohne die Centralapparate des Rückenmarks sich vollziehen können, offenbar durch Vermittelung in der Peripherie gelegener untergeordneter nervöser Apparate. Unter den gewöhnlichen Verhältnissen sind aber an ihrem normalen Ablauf die Centra des Rückenmarks beteiligt; diese unterstehen ihrerseits wieder den übergeordneten Centren der Medulla oblongata (pag. 669).

278. Das Rückenmark als Leitungsapparat.

Die Wurzeln der Spinalnerven und die Leitungsbahnen des Rückenmarks.

Die weiße Substanz des Rückenmarks enthält — I. die quer hindurchtretenden vorderen und hinteren Wurzeln der Spinalnerven, — II. die longitudinal verlaufenden Leitungsbahnen, welche entweder — A. das Rückenmark mit höher gelegenen Teilen des Centralnervensystems verbinden oder — B. einzelne Niveaus des Rückenmarks miteinander in Verbindung setzen (endogene Bahnen). — Die Bahnen mit gleicher Funktion sind in einzelnen Bündeln angeordnet.

Methoden zur Feststellung des Faserverlaufs.

Methoden zur Feststellung des Ursprungs und des Verlaufs der verschiedenen Fasersysteme. 1. Die Methode der kontinuierlichen Verfolgung durch fortlaufende Schnittreihen. Das zu untersuchende Organ wird in eine lückenlose Serie von mikroskopischen Schnitten zerlegt, und man verfolgt den Verlauf der Fasern von Schnitt zu Schnitt. Unterstützt wird die Methode durch zweckmäßige Färbungen. 2. Die Methode der sekundären Degeneration (*Türck*[78]). Wird eine Nervenfaser von der Ganglienzelle, aus der sie entspringt, getrennt oder die Ganglienzelle zerstört, so verfällt der abgetrennte Teil der Faser der sekundären Degeneration (vgl. pag. 566). Die degenerierten Fasern können infolge ihrer veränderten Beschaffenheit leicht in ihrem ganzen Verlaufe verfolgt werden. Nach der Durchschneidung zeigt aber auch die Ursprungszelle Veränderungen ihrer Struktur (vgl. pag. 566). Diese Erscheinung kann benutzt werden, um festzustellen, aus welchen Zellen bestimmte Fasern entspringen. 3. Die Methode der Beobachtung der Markscheidenentwicklung, embryologische oder entwicklungsgeschichtliche Methode (*Flechsig*[79]). Im embryonalen Leben haben die Nervenfasern zunächst keine Markscheiden, sie erhalten dieselben erst im Laufe der Entwicklung, und zwar die verschiedenen Fasersysteme zu verschiedener Zeit. Die markhaltigen Fasern lassen sich von den marklosen (eventuell nach vorgenommener Färbung) sehr deutlich unterscheiden und so auf weite Strecken verfolgen. 4. Die Methode der Entwicklungshemmung (*Gudden*[80]). Wird bei einem neugeborenen Tiere, also vor Abschluß der Entwicklung des Centralnervensystems, eine Leitungsbahn unterbrochen oder ein Centrum zerstört oder ein Sinnesorgan oder ein Muskel exstirpiert, so verfällt das ganze zugehörige System einer Entwicklungshemmung, bleibt auf der fötalen Entwicklungsstufe stehen oder wird ganz atrophisch. So tritt z. B. nach Zerstörung der Retina beim Neugeborenen eine Entwicklungshemmung der gesamten Sehbahn ein. 5. Elektrophysiologische Methode. *Gotch* u. *Horsley*[81] haben die bei Erregung einer Nervenbahn auftretenden Aktionsströme (vgl. pag. 587) benutzt, um den Verlauf der Leitungsbahnen zu bestimmen. — Über die Funktion der einzelnen Leitungsbahnen gibt die Beobachtung geeigneter Krankheitsfälle beim Menschen Aufschluß; der Tierversuch ist dafür nur mit Vorsicht zu verwenden, da der Verlauf der Bahnen bei Tier und Mensch nicht der gleiche zu sein braucht.

I. Die Wurzeln der Spinalnerven (vgl. pag. 634).

Vordere Wurzeln.

A. Die vorderen (motorischen) Wurzeln — entspringen als Aehsencylinderfortsätze der Ganglienzellen des Vorder- und Seitenhornes. Werden die Fasern von ihrer Ursprungszelle getrennt oder wird die Ursprungszelle zerstört, so verfällt das periphere Stück des Nerven (und der Muskel) der Degeneration.

Hintere Wurzeln.

B. Die hinteren (sensiblen) Wurzeln — entspringen aus den Ganglienzellen des Spinalganglions (vgl. pag. 551), die ihren einen Fortsatz als Nerv in die Peripherie, den anderen als hintere Wurzelfaser in das Rückenmark senden. Die hinteren Wurzelfasern treten medial von der Spitze des Hinterhornes, also im Bereiche des *Burdach*schen Stranges in das Rückenmark ein und teilen sich hier sofort in einen aufsteigenden und einen absteigenden Ast. Beide Äste können eine längere oder kürzere Strecke im Hinterstrange verlaufen, bis sie schließlich in die graue Substanz eintreten und hier ihr Ende finden. Auf ihrem Verlaufe entsenden

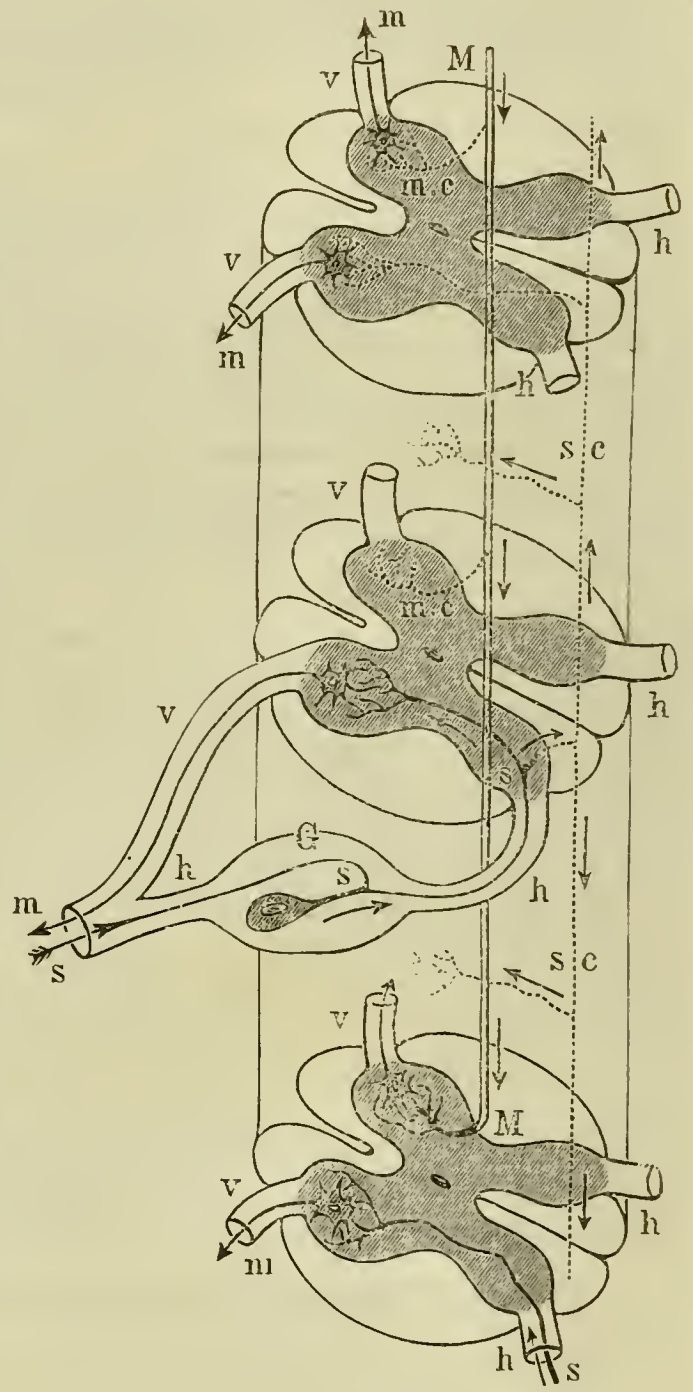
Kollateralen. sie überall Kollateralen, welche ungefähr horizontal in die graue Substanz einbiegen und hier ebenfalls enden (Fig. 196, *s. c.*). In bezug auf die Endigung in der grauen Substanz lassen sich nun folgende 5 Bahnen als Fortsetzungen der hinteren Wurzelfasern verfolgen:

Direkte aufsteigende Hinterstrangbahn. 1. Die direkte aufsteigende Hinterstrangbahn. Sie umfaßt die aufsteigenden Äste der hinteren Wurzeln, welche in Längsfasern des Hinterstrangs derselben Seite übergehen und ohne Unterbrechung bis zur Medulla oblongata aufsteigen, wo sie in dem *Goll*schen und *Burdach*schen Kerne (Nucleus funic. gracilis et funic. cuneat.) ihr Ende finden (Fig. 197, *6*. — 198, *1* und *2*).

Die Fasern dieser Bahn liegen zunächst dem medialen Rande des Hinterhorns an, verlaufen also im *Burdach*schen Strange, im weiteren Verlaufe aufwärts werden sie aber durch neu eintretende Fasern mehr medialwärts, also in den *Goll*schen Strang gedrängt (Fig. 198, *2*). (*Kahler*sches[82] Gesetz.) Die Fasern aus den Cervicalwurzeln gelangen so überhaupt nicht mehr in den *Goll*schen Strang, sondern verbleiben im *Burdach*schen (Fig. 198, *1*). Im Halsmark enthalten danach die *Goll*schen Stränge die direkte aufsteigende Hinterstrangbahn des Rumpfes und der Beine, die *Burdach*schen Stränge diejenige der Arme.

Bei querer Durchtrennung des Rückenmarks (experimentell oder durch pathologische Prozesse) entarten die Fasern der Hinterstränge aufsteigend bis zu den Kernen in der Medulla oblongata, da sie nunmehr von ihren Ursprungszellen im Spinalganglion getrennt sind. — Erkranken die Wurzeln selbst (z. B. bei Tabes), so richten sich die Degenerationen im Hinterstrange nach der Zahl der betroffenen Wurzeln.

Fig. 196.



Verlauf der vorderen und hinteren Wurzelfasern.

Funktion. Die direkte aufsteigende Hinterstrangbahn enthält höchstwahrscheinlich die Fasern für die Leitung des Muskelgefühls und teilweise für die Leitung des Drucksinns (nicht für Temperatur- und Schmerzgefühl, s. unter 4).

Fasern zur Clarkeschen Säule. 2. Die Zuleitungsfasern der *Clarke*schen Säule. — Ein Teil der Fasern der hinteren Wurzel tritt medial vom Hinterhorn in den Hinterstrang und dringt (nachdem sie eine Strecke weit longitudinal im Hinterstrange verlaufen sind) von innen in das Hinterhorn ein, um an den Zellen der *Clarke*schen Säule (vgl. pag. 648) zu enden (Fig. 197, *7*. — Fig. 198, *5*). Die Fortsetzung dieser Bahn von den Zellen der *Clarke*schen Säule aus durch die Kleinhirnseitenstrangbahn zum Kleinhirn siehe pag. 666.

Nach der Durchschneidung der hinteren Wurzel entarten diese Fasern nur bis zu den Zellen der *Clarke*schen Säule; ihre Ursprungszellen liegen also im Spinalganglion.

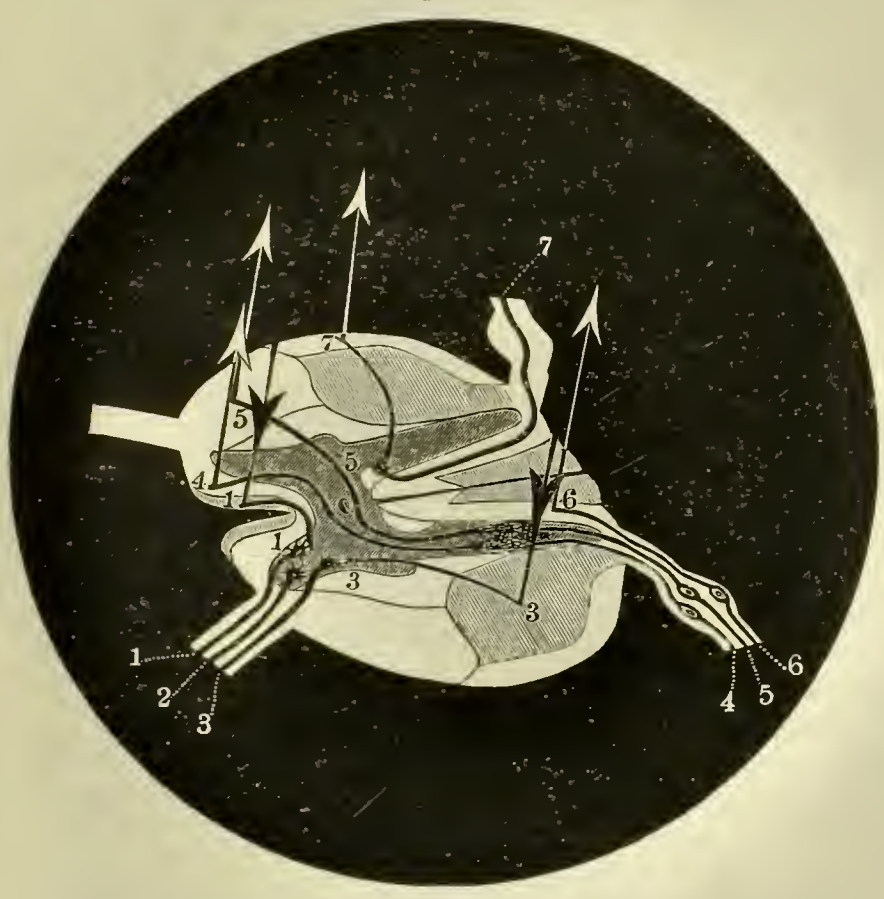
Diese Fasern leiten centripetal Erregungen, welche weiterhin dem Kleinhirn zugeführt werden und für die Erhaltung des Körpergleichgewichts von Bedeutung sind. *Funktion.*

3. Die Reflexkollateralen. — Kollateralen aus den hinteren Wurzelfasern sowohl wie aus ihren auf- und absteigenden Ästen treten in die graue Substanz des Hinterhorns ein und verlaufen durch dieselbe hindurch (zum Teil nachdem sie in der grauen Substanz eine Strecke weit auf- oder abgestiegen sind) zu den motorischen Zellen des Vorderhorns (Fig. 196, *s*.). *Reflexkollateralen.*

Diese Fasern stellen die kürzeste Reflexbahn dar (vgl. pag. 654). *Funktion.*

4. Die Zuleitungsfasern des Hinterhornrestes (vgl. pag. 648). — Ein Teil der hinteren Wurzelfasern tritt in die graue Substanz des Hinterhorns ein und endet hier an den Ganglienzellen des Hinterhorns (Fig. 197, *4* und *5*. — Fig. 198, *3* und *4*). Die Fortsetzung dieser Bahn von den Ganglienzellen des Hinterhorns aus zum Vorder- und Seitenstrang s. pag. 666. *Fasern zum Hinterhornrest.*

Fig. 197.



Verlauf der motorischen und sensiblen Bahnen durch einen Rückenmarks-Querschnitt. — *1* Pyramiden-Vorderstrangbahn. — *3* Pyramiden-Seitenstrangbahn. — *4* und *5* im Rückenmark sich kreuzende sensible Leitungen. — *6* im Rückenmark sich nicht kreuzende, aufsteigende sensible Leitung. — *7* sensible Leitung zur *Stilling-Clarke*schen Säule und von da ungekreuzt durch die Kleinhirn-Seitenstrangbahn aufwärts. — *2* Ursprung einer motorischen Faser als Neurit aus einer Ganglienzelle des Vorderhorns.

Diese Fasern stellen höchstwahrscheinlich die Bahn für die Leitung des Temperatur- und Schmerzgefühls sowie teilweise für die Leitung des Drucksinns dar (vgl. pag. 666). *Funktion.*

5. Die absteigenden Hinterwurzelfasern (vgl. pag. 661). — Über den Verlauf derselben liegt wenig Sicheres vor. Wahrscheinlich lösen sie sich bald in Kollateralen im Bereich des gleichseitigen Hinterhorns auf. *Absteigende Hinterwurzelfasern.*

Bei den sensiblen Hirnnerven (Trigeminus, Acusticus, Glossopharyngeus, Vagus) ist die entsprechende Bahn besonders ausgebildet (spinale Trigeminuswurzel pag. 610, spinale Acusticuswurzel pag. 624, Tractus solitarius pag. 625 u. 626).

II. Die Leitungsbahnen des Rückenmarks. *Leitungsbahnen des Rückenmarks.*

A. Leitungsbahnen, welche das Rückenmark mit höher gelegenen Teilen des Centralnervensystems verbinden.

1. Centrifugale, im Rückenmark absteigende Bahnen.

a) Die Bahn der willkürlichen Bewegung, Pyramidenbahn. *Pyramidenbahn.* Die Fasern dieser Bahn entspringen aus Ganglienzellen der motorischen Region der Großhirnrinde und verlaufen ohne Unterbrechung durch das Gehirn (über den Verlauf im Gehirn s. § 292) bis in das Rückenmark. In der Medulla oblongata liegen die Pyramidenfasern jederseits an der ventralen Fläche neben der Mittellinie, in den sogenannten Pyramiden. Im untersten Abschnitt der Medulla oblongata beginnt dann die Decussatio pyramidum: ein Teil der Fasern geht auf die andere Seite

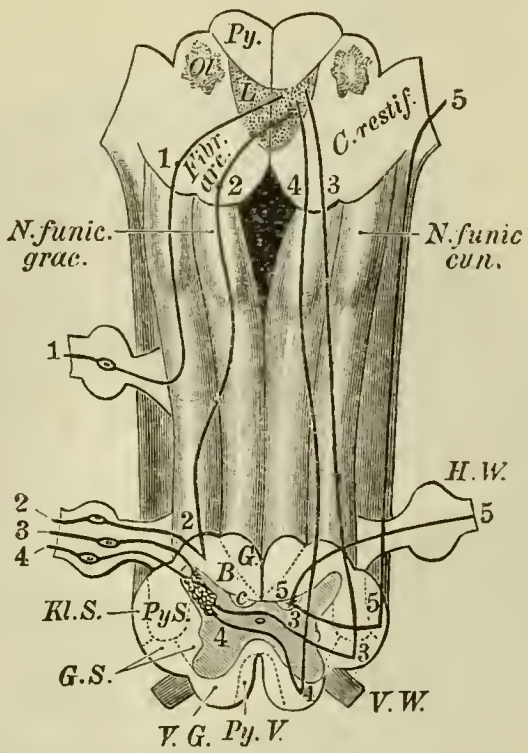
hinüber, ein anderer Teil bleibt auf derselben Seite (Fig. 208, *a* und *b*). Die gekreuzten Fasern verlaufen dann weiterhin im dorsalen Abschnitt des Seitenstrangs als Pyramidenseitenstrangbahn (Fig. 195, *g*); die ungekreuzten Fasern verlaufen weiter im medialsten Abschnitt des Vorderstrangs als Pyramidenvorderstrangbahn (Fig. 195, *a*). Die Fasern des Pyramidenseitenstrangs treten zu den motorischen Zellen des Vorderhorns derselben Seite (Fig. 196, *M, mc* — Fig. 197, *3*), — die Fasern des Pyramidenvorderstrangs treten zum größeren Teil durch die vordere weiße Kommissur zu dem Vorderhorn der anderen Seite (Fig. 197, *1*), zum kleineren Teil dagegen auch zu dem Vorderhorn derselben Seite. So erfahren die Fasern der Pyramidenbahn zum überwiegenden Teil eine Kreuzung; entweder in der Medulla oblongata (Pyramidenseitenstrangbahn) oder in der vorderen, weißen Kommissur (Pyramidenvorderstrangbahn); nur ein kleiner Teil bleibt durchweg auf derselben Seite.

Funktion. Die Pyramidenbahn leitet die willkürlichen motorischen Erregungen von der motorischen Region der Großhirnrinde zu den motorischen Ganglienzellen des Vorderhorns, von wo sie durch die vorderen Wurzeln zu den Muskeln gelangen.

Eine Unterbrechung der Pyramidenbahn bringt die Fasern abwärts von der Unterbrechungsstelle zur Degeneration. — Zur Zeit der Geburt sind die Fasern der Pyramidenbahn noch marklos, während ziemlich alle anderen Fasern des Rückenmarks schon ihr Mark besitzen (*Flechsig*[79]).

Meist gehen 80–90% der Fasern der Pyramidenbahn in den Seitenstrang und nur 8—20% bleiben im Vorderstrang. Ausnahmsweise kann auch die gesamte Pyramidenbahn sich kreuzen, so daß die Pyramidenvorderstrangbahnen völlig fehlen. Deutlich entwickelt ist die Pyramidenvorderstrangbahn nur beim Menschen und den Anthropoiden (*Rothmann*[83]), bei den anderen Säugern fehlt dieselbe entweder vollständig oder ist nur angedeutet. Ein völliges Fehlen der Pyramidenseitenstrangbahn kommt nicht vor, doch ist beobachtet, daß sie nur 10% der gesamten Fasern enthielt. — Variationen im Verlaufe und in der Lagerung kommen bei keinem Faserzuge so häufig und in dem gleichen Umfange vor wie bei den Pyramidenbahnen; dies erklärt sich daraus, daß sie zu den ontogenetisch und phylogenetisch jüngsten Bahnen gehören (*Obersteiner*[84], *Bumke*[85]). — Bei Tieren ist das Verhalten der Kreuzung sehr verschieden; bei einigen Tieren (Meerschweinchen, Ratte, Maus, Igel, Eichhorn, Känguruh, Schaf, Hamster) liegt die Pyramidenbahn statt im Seiten- im Hinterstrang (*Edinger*[86], *Ziehen*[87]). Pyramidenbahnen sind nur bei Säugetieren vorhanden; sie treten in ihrer charakteristischen Verlaufsweise erst bei den niedersten Säugern auf (*Ziehen*[88]).

Fig. 193.

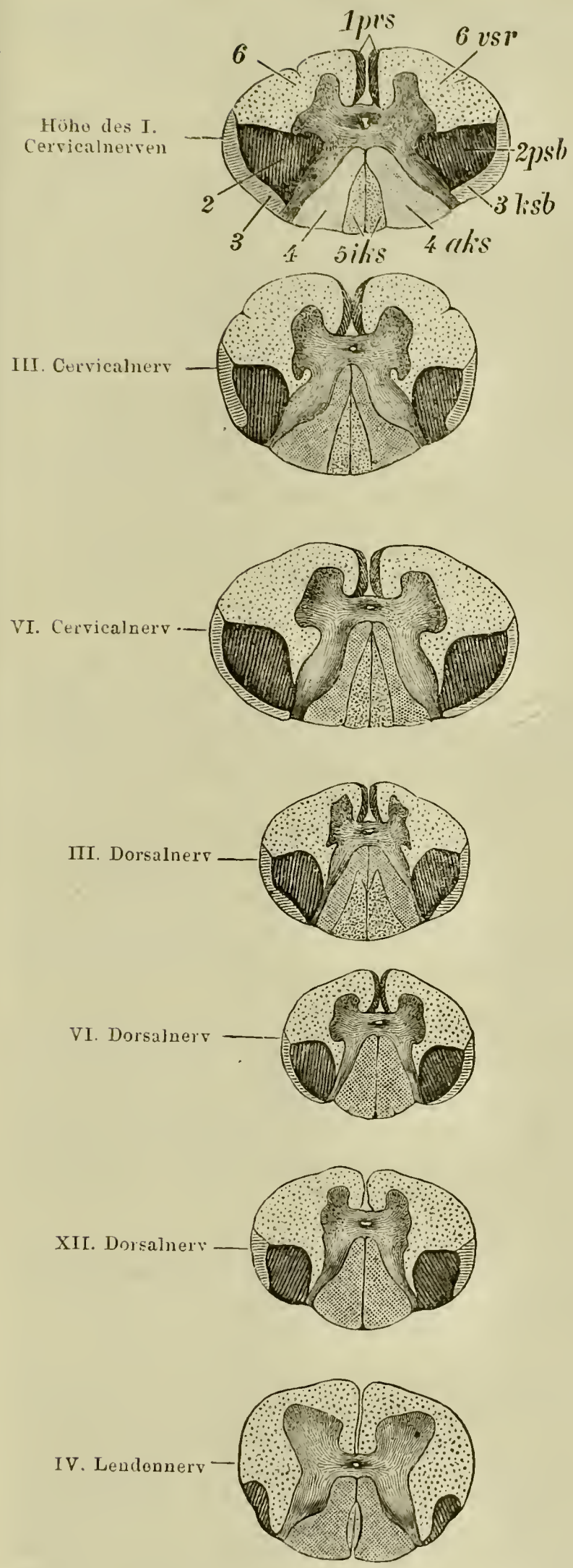


Verlauf der sensiblen Leitungen von den hinteren Wurzeln durch das Rückenmark aufwärts bis zum Gehirn. Die Erklärung der Leitungen ergibt sich aus dem Wortlaute des Textes (mit dieser vergleiche man überdies die Fig. 197). — *V. W.* vordere Wurzel, — *H. W.* hintere Wurzel, — *V. G.* Vorderstrang-Grundbündel, — *Py. V.* Pyramiden-Vorderstrang, — *Py. S.* Pyramiden-Seitenstrangbahn, — *G. S.* Seitenstrang-Grundbündel, — *Kl. S.* Kleinhirn-Seitenstrangbahn, — *G. Goll*scher Strang, — *B. Burdach*scher Strang, — *Py.* Pyramide, — *Ol.* Olive, — *L.* Schleife oder Oliven-Zwischenschicht. — Fibrae arcuatae. — Corpus restiforme. — Nucleus funiculi gracilis et Nucleus funiculi cuneati der Medulla oblongata.

Die Pyramidenseitenstrangbahn geht bis zum unteren Ende der Lendenanschwellung hinab, sie wird dabei infolge des Übertretens ihrer Fasern in das Vorderhorn immer kleiner. Die Pyramidenvorderstrangbahn erschöpft sich meist schon im mittleren Brustmark (Fig. 199, *1 pvs* und *2 psb*).

Atemnerven. b) Vom Atmungscentrum im verlängerten Marke verläuft abwärts in den Seitensträngen derselben Seite die Bahn der Atemnerven.

Fig. 199.



Schema der Verteilung der Hauptbahnen des Rückenmarks. *1pcs* Pyramidenvorderstrangbahnen (ungekreuzt); (2) *2psb* Pyramidenseitenstrangbahnen (gekreuzt); (3) *3ksb* Kleinhirnseitenstrangbahnen. (4) *4aks* äußere (*Burdach*sche) Keilstränge. *5iks* innere (*Goll*sche) Stränge. (6) *6vsr* vereinigte Vorderstranggrundbündel, *Gowers*scher Strang und Seitenstranggrundbündel.

Die Fasern treten zu den Ganglienzellen der Vorderhörner und von hier aus durch die vorderen Wurzeln zu den Atmungsmuskeln. Nach den Untersuchungen von *Rothmann*[89] verlaufen die spinalen Atmungsbahnen zum größten Teil im ventralen Abschnitt des vorderen Seitenstranges (Innervation des Zwerchfells), zum kleinen Teil im lateralen Abschnitt des Vorderstranges (Innervation der Thoraxmuskeln). (Vgl. *Nicolaides*[90].)

Einseitige oder totale Durchschneidungen des Rückenmarks höher und höher hinauf lähmen demgemäß sukzessive stets höher entspringende Atmungsnerven derselben oder beider Seiten (§ 96, pag. 210). Ausschaltung beider Seitenstränge allein hebt die Atmung nicht sofort auf, wohl aber Ausschaltung beider Vorder- und Vorderseitenstränge (*Rothmann*[89]).

Vasomotoren.

c) Die Vasomotoren verlaufen vom Vasomotorencentrum in der Medulla oblongata durch die Seitenstränge (*Dittmar*[91]), treten in der entsprechenden Höhe zu Ganglienzellen der grauen Substanz und durch die vorderen Wurzeln aus. Weiterhin verlaufen sie durch die Rami communicantes in den Sympathicus, wo sie an den Ganglienzellen der Sympathicusganglien enden; die postganglionären Fasern verlaufen von hier aus entweder in den sympathischen Geflechten oder, in die Bahn von Spinalnerven zurücktretend, mit diesen zu den innervierten Gefäßgebieten (§ 284).

Durchschneidung des Rükkenmarks lähmt alle Vasomotoren unterhalb dieses Schnittes; Reizung des peripheren Rückenmarksstumpfes bewirkt umgekehrt Contraction der betreffenden Gefäße.

Hemmungsnerven.

d) Physiologisch gefordert werden Bahnen für die Leitung der willkürlichen Hemmung der Reflexe (vgl. § 276).

Der Verlauf derselben im Rückenmark ist nicht bekannt (Vorderstränge?), in dem betreffenden Markniveau müssen die Fasern in die graue Substanz eintreten und sich dort zu dem Reflexapparat in Beziehung setzen.

Anatomisch sind noch folgende vom Gehirn zum Rückenmark absteigende Bahnen nachgewiesen.

Das Monakowsche Bündel. Das *Monakow*sche Bündel. Die Fasern desselben entspringen aus dem roten Kern der Haube. (Der rote Kern ist durch Fasern in Verbindung gesetzt mit der Großhirnrinde, dem Corpus striatum, dem Thalamus opticus, dem Kleinhirn). Sie kreuzen gleich nach dem Ursprunge, ziehen caudalwärts bis in den Lendenteil des Rückenmarks, wenig ventral vom Pyramidenseitenstranggebiet und innerhalb desselben, und enden an den Zellen des Vorderhorns. — *Funktion.* Die Bahn steht mit dem motorischen Apparat des Rückenmarks in Verbindung. *Rothmann*[92] zeigte, daß beim Hunde und Affen nach Zerstörung der Pyramidenbahn und des *Monakow*schen Bündels einer Seite elektrische Reizung der Hirnrinde keine Bewegung auf der gekreuzten Seite gab, nach Zerstörung nur einer dieser beiden Bahnen war dagegen die Leitung von der Hirnrinde her nicht oder nicht völlig unterbrochen. Willkürlich konnten (beim Affen) auch nach Ausschaltung beider Bahnen Bewegungen in den betreffenden Extremitäten ausgeführt werden. In der aufsteigenden Tierreihe wird die direkte Großhirn-Rückenmarksleitung, die Pyramidenbahn, immer mächtiger, während die anderen motorischen Bahnen schwächer und daher zum Ersatz untauglicher werden.

Auch von den Vierhügeln, der Brücke und vom Kleinhirn (*Deiters*scher Kern) ziehen Fasern in das Rückenmark (Vorder- und Seitenstrang) hinab.]

2. Centripetale, im Rückenmark aufsteigende Bahnen.

Direkte aufsteigende Hinterstrangbahn. a) Die direkte aufsteigende Hinterstrangbahn — ist eine direkte Fortsetzung hinterer Wurzelfasern bis hinauf zur Medulla oblongata (vgl. pag. 662). Die Bahn enthält höchstwahrscheinlich die Fasern für die Leitung des Muskelgefühls und teilweise für die Leitung des Drucksinns (s. unten).

Sekundäre centripetale Bahn aus dem Hinterhornrest. b) Die sekundäre centripetale Leitungsbahn aus den Zellen des Hinterhornrestes. — Ein Teil der hinteren Wurzelfasern endet bald nach dem Eintritt in das Rückenmark in den Zellen des Hinterhornrestes. Aus diesen Zellen entspringen Fasern, welche auf die andere Seite hinüberziehen und im Vorder- und Seitenstrange aufwärts verlaufen (vgl. pag. 663).

Diese Bahn stellt höchstwahrscheinlich die Leitung für die Druck-, Temperatur- und Schmerzempfindungen dar. Die Leitung der Temperatur- und Schmerzempfindungen verfügt nur über diese Bahn, die Leitung der Druckempfindungen erfolgt dagegen auf zwei Bahnen, nämlich außer auf der hier erwähnten Bahn noch durch den Hinterstrang derselben Seite (s. oben) (*Petrén*[93]).

Borchert[94] hält es für wahrscheinlich, daß die grobe Berührungsempfindung durch die Bahn *b* erfolgt, die feinste, durch strenge Lokalisation ausgezeichnete durch die Bahn *a*. — Nach *Rothmann*[95] kommt keiner der verschiedenen Gefühlsqualitäten eine ausschließlich gleichseitige oder ausschließlich gekreuzte Leitung im Rückenmark zu.

Das Flechsigsche Bündel. c) Die aufsteigende Kleinhirnseitenstrangbahn oder das *Flechsig*sche[79] Bündel. — Die Achsencylinderfortsätze der Zellen der *Clarke*schen Säule (pag. 648), an welchen ein Teil der hinteren Wurzelfasern endet (pag. 662), verlaufen fast horizontal lateralwärts bis zum Rande des Seitenstrangs (Fig. 195, *h*—Fig. 197, 7) und hier aufwärts ohne Unterbrechung bis zur Medulla oblongata und weiter durch das Corpus restiforme in den Wurm des Cerebellum (vgl. § 294).

Bei querer Durchtrennung des Rückenmarks entarten diejenigen von diesen Fasern, welche von ihren Ursprungszellen (den Zellen der *Clarke*schen Säule) getrennt sind, aufsteigend.

Die Fasern dieser Bahn leiten centripetal Erregungen zum Kleinhirn, welche für die Erhaltung des Körpergleichgewichtes von Bedeutung sind (*Marburg*[96], *Bing*[97]).

d) Das anterolaterale oder *Gowers*sche Bündel (auch „ventrale“ Kleinhirnseitenstrangbahn genannt). — Die Fasern dieser Bahn verlaufen im ventralen Abschnitt der Peripherie des Seitenstrangs aufwärts bis zur Medulla oblongata, durch die Brücke und, den vorderen Kleinhirnschenkel umgreifend, schließlich gleichfalls zu dem Wurm des Cerebellum. Der Ursprung dieser Fasern ist nicht mit Sicherheit bekannt, wahrscheinlich entspringen sie aus Zellen des Hinterhornrestes, oder des Zwischenteils der grauen Substanz bis zur Basis des Vorderhorns. — Ihre Funktion ist wahrscheinlich analog der der Fasern der *Flechsig*schen Kleinhirnseitenstrangbahn (c.). *Das Gowerssche Bündel.*

Nach *Petrén*[93] soll die Leitung für die Druck-, Temperatur- und Schmerzempfindungen, welche durch das Hinterhorn hindurch in den Seitenstrang der andern Seite und hier aufwärts verläuft (siehe oben b), wahrscheinlich einem Teile der Fasern der *Gowers*schen Bahn entsprechen.

B. Leitungsbahnen, welche einzelne Niveaus des Rückenmarks miteinander in Verbindung setzen (endogene Bahnen). *Endogene Bahnen.*

Diese Fasern sind Achsencylinderfortsätze der Assoziationszellen (Strangzellen) (vgl. pag. 648); sie finden sich in allen Strängen des Rückenmarks. Die kurzen Bahnen, welche nur nahe gelegene Abschnitte miteinander verbinden, liegen näher an der grauen Substanz als die langen (*Gad* u. *Flatau*[98]). Derartige Bahnen bilden im Hinterstrang ein größeres Feld in dem Winkel, welchen die Hinterhörner bilden: Ventralfeld der Hinterstränge, andere verlaufen im Hinterstrange zusammen mit den absteigenden Ästen der Hinterwurzeln: „*Schultze*sches Komma“. — Besonders zahlreiche Assoziationsbahnen liegen am oberen Ende des Rückenmarks in dem Winkel zwischen Vorder- und Hinterhörnern und bilden hier den Processus reticularis.

Erregbarkeit des Rückenmarks. Werden direkte elektrische oder mechanische Reize auf die bloßgelegte weiße oder graue Substanz appliziert (natürlich in der Weise, daß die Wurzeln nicht etwa mit gereizt werden), so erfolgt weder eine Bewegung noch eine Gefühlswahrnehmung (*van Deen*[99] 1841, *Schiff*[100], *Sigm. Mayer*[101], *Huizinga*[102]). *Schiff* nahm zur Erklärung daher an, daß das Rückenmark vom peripheren Nerven (der zugleich Erregbarkeit und Leitungsvermögen besitzt, § 244) durch die eigentümliche Eigenschaft unterschieden sei, nur die motorischen und sensiblen Erregungen zu leiten (kinesodische und ästhesodische Substanz), ohne selbst erregbar zu sein. — Es sind jedoch im Gegensatz zu dieser Anschauung von mehreren Forschern bei direkter Reizung des Rückenmarks unter Bedingungen, welche ein Übergehen des Reizes auf die Wurzeln ausschließen, Erregungen beobachtet worden (*Engelken*[103]). *Fick*[104] erzielte Bewegungen der Hinterbeine, wenn er die auf lange Strecken isolierten Vorderstränge vom Frosch direkt reizte. *Biedermann*[105] zeigte, daß das Rückenmark, wie ein Nerv, an seinem Querschnitt am reizbarsten ist: ein hier eben wirksamer absteigender Öffnungsinduktionsschlag ist weiter abwärts unwirksam, obwohl der Reiz doch im letzteren Fall den Wurzeln näher ist. *Erregbarkeit des Rückenmarks.*

Die vom vasomotorischen Centrum durch das Rückenmark abwärts verlaufenden Vasoconstrictoren sind innerhalb desselben durch alle Reize erregbar: die direkte Reizung jedes Rückenmarks-Querschnittes verengt alle abwärts innervierten Gefäße (*C. Ludwig* u. *Thiry*[106]). In gleicher Weise sind reizbar die im Rückenmarke aufsteigenden, auf das vasomotorische Centrum pressorisch wirkenden Fasern (*C. Ludwig* u. *Dittmar*[107]) (pag. 684).

Pathologisches. Halbseitige Durchtrennungen des Rückenmarks beim Menschen (z. B. durch Messerstich) bedingen gleichseitige Lähmung, aber gekreuzte Anästhesie. Die Anästhesie betrifft häufig nur den Schmerz- und Temperatursinn, bei normalem Tastsinn; es kommt aber auch Störung sämtlicher Hautsinne dabei vor. Die Erscheinungen erklären sich dadurch, daß die Bahnen für den Schmerz- und Temperatursinn nach dem Eintritt ins Hinterhorn auf die andere Seite gelangen und hier im Seitenstrang aufwärts ziehen, während der Tastsinn außer auf dieser Bahn auch noch im Hinterstrang derselben Seite geleitet wird (vgl. pag. 666) (*Petrén*[93]). — Auf derselben Seite der Verletzung findet man unterhalb der Durchtrennung Hyperästhesie. Diese Erscheinung wird auch bei Tieren nach experimenteller einseitiger Durchschneidung des Rückenmarks beobachtet (*Fodéra* 1823 u. a.), so daß Kaninchen schon bei einem leisen Druck auf die Zehen *Halbseitenlähmung.*

laut sehreien. Die Erseheinung kann gegen 3 Woehen anhalten und dann einer normalen oder subnormalen Empfindlichkeit Platz maehen. Die gesunde Seite zeigt dauernd Herabsetzung der Empfindliehkeit. Eine analoge Erscheinung zeigte sich nach Durehschneidung der Vorderstränge, nämlieh eine große Neigung zu Zuekungen in den Muskeln unterhalb des Schnittes (Hyperkinesie).

Die experimentelle Halbseitenläsion des Rüekenmarks bei Tieren (Hund, Kaninehen, Affe) hat andere und, wie es seheint, weniger regelmäßige Formen von Anästhesie zur Folge, als beim Menschen. Wahrseheinlieh verlaufen die sensiblen Bahnen beim Menschen und den betreffenden Säugetieren in versehiedener Weise (*Petrén* [93]).

Entartung der grauen Substanz.

Entartung der grauen Substanz der Vorderhörner (z. B. bei der spinalen Kinderlähmung, Poliomyelitis anterior aeuta) bewirkt Lähmung der von ihnen ausgehenden motorisehen Nerven. Zugleieh verfallen die von letzteren versorgten Muskeln raseh der Atrophie. Entartung der grauen Substanz des Hinterhorns (z. B. bei Syringomyelie) bewirkt Sehädigung der Hautsensibilität (meist ist nur die Temperatur- und Sehmerzempfindung betroffen) und trophisehe Störungen in der Haut.

Entartung der Pyramidenbahnen (spastisehe Spinalparalyse) bewirkt Sehwäehung oder Lähmung der Muskeln bei gleiehzeitiger Rigidität und Kontraktur in denselben, Erhöhung der Sehnenreflexe. — Entartung der Hinterstränge findet sich bei Tabes dorsalis, sie bewirkt eine eharakteristisehe ataktisehe Bewegungsstörung. Die willkürliehen Bewegungen können zwar mit voller Kraft ausgeführt werden, allein es fehlt denselben durchaus die feine, harmonisehe Abstufung naeh Intensität und Extensität. Diese wird zum Teil von dem normalen Bestehen der Tastempfindungen und des Muskel- und Gelenkgefühls geleitet, deren Bahnen in den Hintersträngen liegen. Aueh der Tonus der Muskeln, der ja wesentlich auf Reflexanregung beruht (pag. 653), liegt erheblieh darnieder, infolgedessen die Muskeln einen exzessiv hohen Grad von passiver Dehnbarkeit darbieten. Da die Fäden der hinteren Wurzeln die weißen Hinterstränge durehsetzen, so ist es erklärlich, daß Störungen in der Gefühlssphäre während der Entartung dieser Teile auftreten. Man findet aueh die Ansehauung vertreten, daß die Tabes eine auf das Rüekenmark fortgesetzte Erkrankung hinterer Wurzeln darstellt, denn man findet aueh die Wurzeln selbst von der Entartung befallen; dieser Befund vermag die Störungen in der Gefühlssphäre natürlieh ebenfalls zu erklären. Letztere bestehen teils in einer abnormen Steigerung der Tast- oder Sehmerzempfindungen, verbunden mit laneinierenden Schmerzen, teils können dieselben bis zur Tast- oder Sehmerzempfindungslosigkeit gesteigert sein. Zugleieh ist die Tastempfindung (infolge der Reizung der Hinterstränge) alteriert (Taubsein, Pelzigsein, Gefühl der Formikation oder Constriction). Oft ist die Gefühlsleitung verlangsamt (pag. 572). Aueh die Sensibilität der Muskeln, Gelenke und innerer Teile ist verändert.

Literatur (§ 274—278).

1. *Fredericq:* Trav. du laborat. Liège. **3**, 1890, 5. u. 111. — 2. *Sarbó:* Neurol. Centralblatt **14**, 1895, 664. — 3. *Münzer u. Wiener:* A. A. P. **35**, 1895, 113. — 4. *Ehrlich* u. *Brieger:* Z. k. M. **7**, 1884. — 5. *Singer:* S. W. A. **96**, 1887, 136. *Singer* u. *Münzer:* Denkschr. d. Akad. d. Wiss. z. Wien. **57**, 1890. — 6. *Alexander:* Z. k. M. **58**, 1906, 247. — 7. Zusammenfassende Darstellung: *Sternberg:* Die Sehnenreflexe. Leipzig u. Wien 1893. — 8. *Erb:* Areh. f. Psychiatr. **5**, 1875, 792. — 9. *Westphal:* Areh. f. Psyehiatr. **5**, 1875, 803. — 10. *Biedermann:* P. A. **80**, 1900, 408. — 11. *Verworn:* A. P. 1900, 385. — 12. *Baglioni:* A. P. 1900, Suppl., 193. Z. a. P. **2**, 1903, 556. **5**, 1905, 43. Zur Analyse d. Reflexfunktion. Wiesbaden 1907. — 13. *Burdon-Sanderson* u. *Buchanan:* J. o. P. **28**, 1902, XXIX. C. P. **16**, 1902, 313. — 14. *Biberfeld:* P. A. **83**, 1901, 397. — 15. *Igersheimer:* A. P. P. **54**, 1906, 73. — 16. *Jacobj:* A. P. P. **57**, 1907, 399. — 17. *Luchsinger:* P. A. **16**, 1878, 510. **22**, 1880, 158, 169, 179. **23**, 1880, 308. — 18. *Sherrington:* Philos. Transaet. of the Roy. Soc. of London **184**, 641. **190**, 1898, 45. P. R. S. **89**, 1911. E. P. **4**, 1905, 797. J. o. P. **30**, 1904, 39. **34**, 1906, 1. **40**, 1910. *Sherrington* u. *Sowton:* Z. a. P. **12**, 1911, 485. — 19. *Pflüger:* Über die sensorisehen Funktionen des Rüekenmarks. Berlin 1853. — 20. *Trendelenburg:* E. P. **10**, 1910, 454. — 21. *Steiner:* Die Funktionen d. Centralnervensystems u. ihre Phylogenese. Braunschweig 1885—1900. — 22. *Bethe:* P. A. **76**, 1899, 1. — 23. *Schrader:* P. A. **41**, 1887, 75. — 24. *Bickel:* A. P. 1900, 485. — 25. *Babák:* P. A. **93**, 1903, 134. — 26. *Osawa* u. *Tiegel:* P. A. **16**, 1878, 90. — 27. *Singer:* S. W. A. **89**, 3. Abt., 1884, 167. — 28. *Tarchanoff:* P. A. **33**, 1884, 619. — 29. *Freusberg:* P. A. **9**, 1874, 358. — 30. *Goltz:* Beiträge z. Lehre von den Funktionen d. Nerveneentren des Frosches. Berlin 1869. — 31. *Steinach:* C. P. **24**, 1910, 551. — 32. *Tarchanoff:* P. A. **40**, 1887, 330. — 33. *Albertoni:* C. P. **1**, 1888, 733. — 34. *Brondgeest:* Onderzoekingen over den Tonus der willekeurigen spieren. Academische Proefschrift. Utreeht 1860. Vgl. *Du Bois-Reymond:* A. A. P. 1860, 704. *Hermann:* A. A. P. 1861, 350. *Cohnstein:* A. A. P. 1863, 168. — 35. *Sherring-*

ton: J. o. P. **22**, 1898, 319. *Sherrington* u. *Fröhlich:* Wien. klin. Rundschau 1901, Nr. 41. — 36. *Owsjannikow:* L. B. 1874, 457. — 37. *Rosenthal:* Abhandl. d. Berlin. Akad. 1873, 104. 1875, 419. Sitz.-Ber. d. physik.-med. Societät in Erlangen 1873. Biolog. Centralbl. 1885. — 38. *Fick* u. *Erlenmeyer:* P. A. **3**, 1870, 326. — 39. *Magnus:* P. A. **130**, 1909. **134**, 1910. — 40. *v. Uexküll:* Z. B. **46**, 1904. E. P. **3**, 2, 1903, 1. — 41. *Ward:* A. P. 1880, 72. — 42. *v. Helmholtz:* Bericht über d. zur Bekanntmach. geeignet. Abhandl. d. Berlin. Akad. 1854, 332. — 43. *Wundt:* Untersuch. z. Mechanik d. Nerven u. Nervencentren. Stuttgart 1876. Abt. 2. — 44. *Buchanan:* Quarterly journ. of exp. Physiol. **1**, 1909, 1. — 45. *Exner:* P. A. **8**, 1874, 526. — 46. *v. Schroff:* Wien. med. Jahrb. 1875, 324. — 47. *v. Rokitansky:* Wien. med. Jahrb. 1874, 30. — 48. *H. E. Hering:* E. P. **1**, 2, 1902, 503. — 49. *Schloesser:* A. P. 1880, 303. — 50. *Setschenow:* Physiol. Studien über die Hemmungsmechanismen f. d. Reflexe. Berlin 1863. *Setschenow* u. *Paschutin:* Neue Versuche am Hirn und Rückenmark d. Frosches. Berlin 1865. Bull. acad. imp. d. scienc. de St. Pétersbourg. **20**, 537. Über die elektr. u. chemisch. Reizung d. sensiblen Nerven u. Rückenmarks d. Frosches. Graz 1868. — 51. *Freusberg:* P. A. **10**, 1875, 174. — 52. *Sherrington:* Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London **190**, 1898, 133. — 53. *Ranke:* Z. B. **2**, 1866, 398. — 54. *Legros* u. *Onimus:* G. m. 1868, 547. — 55. *Uspensky:* C. m. W. 1869, 577. — 56. *Aubert:* P. A. **26**, 1881, 311. — 57. *Leube:* A. A. P. 1867, 629. — 58. *Uspensky:* A. A. P. 1868, 522. — 59. *Ebner:* Diss. Gießen 1870. — 60. *Buchheim:* P. A. **11**, 1875, 177. — 61. *Pauschinger:* A. P. 1878, 401. — 62. *Türck:* Wien. Zeitschr. d. Gesellsch. d. Ärzte. 1851. März. — 63. *O. Rosenbach:* Z. k. M. **1**. — 64. *Budge:* Über die Bewegung der Iris. Braunschweig 1855. Kap. 4. — 65. *Jacobsohn:* Z. k. M. **37**, 1899, 228. — 66. *Langendorff:* P. A. **58**, 1894, 165. — 67. *Luchsinger:* P. A. **22**, 1880, 158. **28**, 1882, 72. — 68. *Steil:* P. A. **58**, 1894, 155. — 69. *Goltz* u. *Freusberg:* P. A. 8, 1874, 460. **9**, 1874, 552. — 70. *Goltz* u. *Ewald:* P. A. **63**, 1896, 375. — 71. *L. R. Müller:* Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilkunde **14**, 1898, 1. **19**, 1901, 303. **21**, 1901, 86. **30**, 1906, 5. und 6. Heft. — 72. *Eckhard:* Beitr. z. Anat. u. Physiol. **3**, 1863, 123. **4**, 1869, 69. **7**, 1876, 67. — 73. *Sherrington:* J. o. P. **13**, 1892, 621. — 74. *Langley* u. *Anderson:* J. o. P. **19**, 1895, 85 u. 122. — 75. *Spina:* Wien. med. Blätter 1897, Nr. 10—13. — 76. *Routh:* Transact. Obstetric. Soc. London. **39**, 1897. — 77. *Bulgák:* V. A. **69**, 1877, 181. — 78. *Türck:* Zeitschr. d. Gesellsch. d. Ärzte in Wien 1850. S. W. A. 1851, 288. 1853, 93. — 79. *Flechsig:* Die Leitungsbahnen im Gehirn u. Rückenmark d. Menschen. Leipzig 1876. — 80. *Gudden:* Arch. f. Psychiatr. 2. Arch. f. Ophthalmol. **20**. **21**. **25**. — 81. *Gotch* u. *Horsley:* Philosoph. Transact. 1891, 267. — 82. *Kahler:* Neurol. Centralbl. 1884, 217. — 83. *Rothmann:* B. k. W. 1906, 47. — 84. *Obersteiner:* Arbeit. aus d. neurol. Instit. z. Wien. **9**, 1902, 417. — 85. *Bumke:* Neurol. Centralbl. 1905, Nr. 20. Arch. f. Psychiatr. u. Nervenkrankh. **42**, 1906, Heft 1. — 86. *Edinger:* Vorles. üb. d. Bau d. nervösen Centralorgane. 7. Aufl. Leipzig 1904, **1**, 116. — 87. *Ziehen:* Centralnervensystem in Bardelebens Handbuch d. Anatomie. Jena 1899. **4**, 258. — 88. *Ziehen:* Das Centralnervensystem der Monotremen u. Marsupialier. Jenaische Denkschriften **6**. — 89. *Rothmann:* A. P. 1902, 12. — 90. *Nicolaides:* A. P. 1907, 68. — 91. *Dittmar:* L. B. 1873, 455. — 92. *Rothmann:* A. P. 1902, Suppl., 440. 1907, 217. — 93. *Petrén:* S. A. **13**, 1902, 9. Arch. f. Psychiatr. **47**, 1911, 495. — 94. *Borchert:* A. P. 1902, 390. — 95. *Rothmann:* B. k. W. 1906, 47 u. 76. — 96. *Marburg:* A. P. 1904, Suppl., 457. — 97. *Bing:* A. P. 1906, 250. Die Bedeutung d. spino-cerebellaren Systeme. Wiesbaden 1907. — 98. *Gad* u. *Flatau:* Sitz.-Ber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 1897, 374. — 99. *van Deen:* M. U. **6**, 1859, 297. **7**, 1860, 280. — 100. *Schiff:* Lehrb. d. Physiologie d. Menschen. **1**, 1858, 238, 286. P. A. **28**, 1882, 537. **29**, 1882, 537. **30**, 1883, 199. **31**, 1883, 357. **38**, 1886, 182. — 101. *S. Mayer:* P. A. **1**, 1868, 166. — 102. *Huizinga:* P. A. **3**, 1870, 81. — 103. *Engelken* u. *Fick:* A. A. P. 1867, 198. — 104. *Fick:* P. A. **2**, 1869, 414. — 105. *Biedermann:* S. W. A. **87**, 1883, 3. Abt. — 106. *Ludwig* u. *Thiry:* S. W. A. **49**, 1864, Abt. 2., 421. — 107. *Ludwig* u. *Dittmar:* L. B. 1870, 4. März.

279. Die Medulla oblongata.

Centra der Medulla oblongata.

Die Medulla oblongata ist der Sitz vieler für das Bestehen des Lebens wichtiger Centra. Ein Teil derselben vermittelt, ähnlich den Rückenmarkscentren, einfache Reflexe (z. B. den des Lidschlusses), — andere nehmen eine dominierende Stellung zu analog wirksamen Centren des Rückenmarks ein: hierher gehören z. B. die dominierenden Gefäßnervencentra, das Schweißsekretions-, das pupillenerweiternde Centrum, das Centrum für das Körpergleichgewicht und die Körperbewegungen.

Art der Erregung.

Hinsichtlich der Erregung der Centra unterscheidet man reflektorisch wirksame, die also auf Zuleitung eines Reizes durch einen

centripetalen Nerven in Tätigkeit treten, — und automatische, d. h. solche, welche ohne Zuleitung eines Reizes durch einen centripetalen Nerven, also ohne äußere Anregung, auf Grund innerer Reize, die in dem Centrum selbst entstehen, Erregungen centrifugal abgeben. Diese automatischen Erregungen können entweder dauernd sein, also ohne Unterbrechung fortbestehen (tonische Automatie oder Tonus), — oder sie können intermittierend in einem gewissen Rhythmus erfolgen (rhythmische Automatie).

Bedeutung der normalen Circulation. Die normale Funktion der Centra ist gebunden an den durch die normale Circulation in der Oblongata unterhaltenen Gaswechsel. Wird dieser durch Erstickung, oder plötzliche Anämie, oder venöse Stauung unterbrochen, so geraten die Centra zuerst in den Zustand gesteigerter Erregung, dann erlahmen sie durch Überreizung. Auch die Überhitzung wirkt als Reiz auf dieselben ein. — Nicht alle Centra sind zu gleicher Zeit und unter gleicher Erregbarkeit tätig. Im normalen Körper sind in fortwährend rhythmischer Tätigkeit das Atmungscentrum und das Vasomotorencentrum. Das Herzhemmungscentrum ist bei einigen Tieren dauernd gar nicht erregt, bei einigen erfolgt normalmäßig nur im Inspirium (gleichzeitig mit der Anregung des Atmungscentrums) eine sehr geringe Anregung. Gar nicht erregt wird im Normalzustande das Krampfcentrum und während des intrauterinen Lebens das Atmungscentrum.

Leitungsbahnen der Medulla oblongata. Die Medulla oblongata setzt endlich die Leitungsbahnen des Rückenmarks nach den höher gelegenen Abschnitten des Centralnervensystems zu fort (vgl. § 292).

280. Reflexcentra der Medulla oblongata.

Lidschlußcentrum. 1. Centrum des Lidschlusses. — Die sensiblen Trigeminusfasern der Cornea, der Conjunctiva sowie der Haut in der Umgebung des Auges leiten centripetal die empfangenen Reize zur Medulla oblongata, wo sie auf die motorische Bahn des Facialiszweiges übertragen werden, welcher den Orbicularis palpebrarum innerviert. Das Centrum erstreckt sich von der Gegend der Mitte der Ala cinerea aufwärts bis zum hinteren Rande der Brücke (*Nickell*[1]).

Auch intensive Beleuchtung des Auges ruft durch Vermittlung des Opticus Lidschluß hervor. Dieser Reflexbogen verläuft beim Menschen höchstwahrscheinlich durch das optische Wahrnehmungscentrum in der Rinde der Fissura calcarina (§ 291. II. 1.) (*Wilbrand* u. *Saenger*[2]); beim Kaninchen fand dagegen *Eckhard*[3], daß nach Abtragung des Großhirns der Lidreflex vom Opticus aus nicht unterbleibt (vgl. *Levinsohn*[4]).

Der reflektorische Lidschluß erfolgt beim Menschen stets doppelseitig, willkürlich kann er auch einseitig ausgeführt werden. Bei starker Reizung ziehen sich auch noch der Corrugator, ferner die Muskelgruppe, welche die Nase und die Wange gegen den unteren Augenhöhlenrand emporzieht, zur Bildung eines festeren Schutzes und Verschlusses des Auges zusammen. Außerdem wird bei starker Contraction des Orbicularis die Cornea zugleich nach oben außen, seltener nach oben innen gewandt. Dauer des willkürlichen und reflektorischen Lidschlages = 0,3—0,45 Sekunden (*Garten*[5]).

Niescentrum. 2. Centrum des Niesens. — Die centripetale Leitung liegt in den inneren Nasenästen des Trigeminus und wohl auch im Olfactorius (für intensive Gerüche), die motorische Bahn leitet zu den Exspirationsmuskeln (§ 83. 3. und § 263. II.). Der Reflex kann auch durch plötzlichen Blick ins Helle erregt werden. Das Niesen kann nicht willkürlich erfolgen.

3. Centrum des Hustens, — nach *Kohts*[6] etwas oberhalb des Inspirationseentrums gelegen, wird centripetal erregt durch die sensiblen Vagusäste (§ 268. 4. a). Die centrifugalen Fasern sind die Exspirationsnerven einschließlich der Verengerer der Glottis (§ 83. 1.). *Hustencentrum.*

4. Phonationscentrum. —, Aufwärts von den Vagusursprüngen bis zu den Vierhügeln liegt nach *Onodi*[7] das Stimmbildungseentrum; Neugeborene, denen das Hirn entfernt ist bei Erhaltung dieser Stelle, können noch schreien. *Phonationscentrum.*

5. Centrum der Saug- und Kaubewegungen. — Die centripetalen Nerven sind die sensiblen Äste der Mundhöhle und der Lippen (2. und 3. Ast des Trigeminus und Glossopharyngeus). Die motorischen Nerven für die Saugbewegung (pag. 224) sind: der Facialis (Lippen), der Hypoglossus (Zunge), der 3. Ast des Trigeminus (Unterkieferheber) und die Äste der Niederzieher des Unterkiefers (§ 101, b). Nach vorübergehender (durch Cocain) oder dauernder Lähmung des Trigeminus hört der Saugreflex auf (*Basch*[8]). — Für die Kaubewegung (§ 101) wirken dieselben Muskelnerven, außerdem sind, um die Speisen zwischen die Zahnreihen zu schaffen, namentlich der Hypoglossus für die Zungenbewegung und der Facialis für die des Buccinator tätig. *Saug- und Kaucentrum.*

Nach *Economo*[9] verlaufen die Nervenbahnen des Reflexbogens für die Kaubewegungen in folgender Weise. Der sensible Reiz, der die Mundhöhle und Zunge trifft, zieht in die ventralen Thalamuskerne und von hier durch die Lamina medullaris externa, die Gitterschichte in die Capsula interna, in das Stratum sagittale laterale zu demjenigen Abschnitt der Rinde, der zugleich Centrum ist, einerseits für die Geschmacksempfindung und die taktile Sensibilität der Mundorgane (§ 289. 3.), andrerseits für die Kaubewegungen (§ 288). Von hier zieht dann der motorische Impuls nach abwärts durch die Capsula interna in den medialen Abschnitt des Pes pedunculi und in die Substantia nigra Soemmeringi, wo sie zunächst ihr Ende findet. Hier liegt das Centrum, dessen Funktion es ist, auf den Willensreiz der Hirnrinde hin die Bewegungskombination des normalen Freßaktes als ganzes auszulösen (Reizung des Kaucentrums auf der Rinde bewirkt stets eine Reihe aufeinanderfolgender Kaubewegungen, vgl. § 288). Von der Substantia nigra aus verläuft dann die Bahn teils einfach, teils doppelt gekreuzt zu den Trigeminuskernen beider Seiten und von hier zur Kaumuskulatur.

6. Centrum für die Speichelsekretion — liegt am Boden des 4. Ventrikels (*Eckhard*[10], *Loeb*[11]; vgl. die Lage des Nucleus salivatorius, pag. 620). Reizung der Medulla oblongata bewirkt bei erhaltener Chorda tympani und N. glossopharyngeus starke Speichelsekretion, — eine schwäehere, wenn diese durchschnitten sind, — endlich gar keine mehr, wenn auch der Halssympathicus ausgerottet ist (*Grützner*[12]). *Speichelcentrum.*

7. Centrum für den Schlingakt, — (§ 103) am Boden des 4. Ventrikels oberhalb des Atmungscentrums, wird erregt durch die sensiblen Gaumen- und Rachennerven (2. und 3. Ast des Trigeminus und Vagus). Die centrifugale Bahn liegt in den motorischen Ästen des Schlundgeflechtes (§ 268. 3.). Reizung des Glossopharyngeus löst kein Schlucken aus, vielmehr wird dadurch der Schlingreflex gehemmt (pag. 228). Jeder Schluckakt, hervorgerufen dureh Reizung der Gaumennerven oder des N. laryngeus superior, hat eine schnelle abortive Zwerchfellcontraction zur Folge („Schluckatmen“) (*Marckwald*[13] [pag. 678]). *Schlingcentrum.*

8. Centrum der Brechbewegung siehe § 104. — Über die Beziehungen gewisser Vagusäste zum Erbrechen siehe § 268. 1. und 2. Direktes Auftragen von Apomorphin oder Emetin setzt das Centrum in Tätigkeit (*Thumas*[14]). *Vomiercentrum.*

9. Das obere Centrum für den M. dilatator pupillae und die glatten Muskeln der Orbita und der Lider liegt in der Oblongata. *Dilatatorcentrum der Iris.*

Verbindende Fasern verlaufen abwärts durch die Seitenstränge des Rückenmarks bis zur Regio ciliospinalis (§ 277. 1) und von da durch die 3 bis 4 obersten Brustnerven in den Halssympathicus (pag. 640). Das Centrum wird in der Norm reflektorisch durch Beschattung der Netzhaut erregt. Dyspnoetische Blutmischung oder Carotidenverschluß reizt es direkt. Über die Verbindung des Centrums mit der Großhirnrinde siehe § 290. [Über das pupillenverengernde Centrum vgl. § 293. IV. und § 305.]

Das Centrum kann auch durch Reizung sensibler Körpernerven (N. ischiadicus) reflektorisch erregt werden. Nach *Karplus* u. *Kreidl*[15] liegt das Reflexcentrum für diese Erregung im Zwischenhirn (§ 293. II.).

Centrum für Körpergleichgewicht und Körperbewegungen.

10. Die Medulla oblongata enthält endlich ein reflektorisches Centralorgan für die Aufrechterhaltung des Körpergleichgewichts und die Regulierung der Körperbewegungen. Die reflektorische Verknüpfung der Muskeln, die bei der Ausführung der Körperbewegungen beteiligt sind, ist allerdings schon in hohem Maße im Rückenmarke selbst ausgebildet (vgl. pag. 652); im intakten Körper aber erfolgen sowohl die Muskelcontractionen, welche das Körpergleichgewicht garantieren, als auch die, welche die Körperbewegungen bewirken, unter der Oberleitung höherer Centren, die in den Ablauf dieser Bewegungen vielfach modifizierend eingreifen. Solche Centra sind die Medulla oblongata, das Mittel- und Kleinhirn (vgl. § 293 u. 294). In der Medulla oblongata laufen zahlreiche centripetale Bahnen zusammen, welche dem Centralorgan Nachrichten über die Lage und die Bewegungen des Körpers zuführen (sensible Leitung, Kleinhirnbahnen, N. vestibularis) und von hier aus werden reflektorisch die nach Maßgabe der zufließenden Reize erforderlichen Bewegungen veranlaßt. Es erklärt sich hieraus, daß bei Tieren mit erhaltener Medulla oblongata Ortsbewegungen in vollkommenerer Weise ausgeführt werden, als auf Grund des Rückenmarks allein (*Steiner*[16]).

Lähmung der Ursprungskerne der Nerven der Medulla oblongata.

Pathologisches. — Die Medulla oblongata kann der Sitz einer typischen Erkrankung werden, welche als Bulbärparalyse bezeichnet wird. Es handelt sich dabei um eine fortschreitende Lähmung der bulbären (Bulbus rhachiticus = Medulla oblongata) Kerne verschiedener Gehirnnerven, welche vielfach die motorischen Abschnitte wichtiger Reflexapparate darstellen. Meist beginnt die Erkrankung mit Lähmung der Zunge, begleitet von fibrillären Zuckungen, wodurch Sprache, Bissenbildung und das Mundschlingen erschwert sind (§ 270). Die Absonderung eines sehr viscösen Speichels deutet auf ein Unvermögen zur Absonderung eines dünnflüssigen Facialisspeichels (§ 98. A. II.) infolge Lähmung dieses Nerven; bei Reizung des Centrums kann es aber auch zu einer abnorm reichlichen Speichelabsonderung kommen. Ferner ist das Schlucken erschwert, ja selbst unmöglich durch Lähmung des Schlundes und Gaumens. Durch letztere wird zugleich die Konsonantenbildung an der 3. Artikulationsstelle gestört (§ 238. C), die Sprache wird ferner nasal (pag. 543), und oft treten, zumal flüssige, Nahrungsmittel bei Schlingversuchen in die Nase. Dann werden auch die Facialiszweige der Lippen gelähmt; der mimische Ausdruck des Mundes ist äußerst charakteristisch: „wie von Frost erstarrt“ und zugleich wegen horizontaler Verbreiterung der Mundspalte (da vorwiegend der Orbicularis oris gelähmt ist) mit einem weinerlichen Zuge ausgestattet. Weiterhin wird die Sprache noch mehr beeinträchtigt. In hohen Graden werden alle Gesichtsmuskeln paralytisch. Nicht selten werden dann auch die Kehlkopfmuskeln gelähmt, wodurch die Stimmbildung aufgehoben ist und ein leichtes Eindringen von Flüssigkeiten in den Kehlkopf befördert wird. Der oft enorm verlangsamte Pulsschlag deutet auf eine Reizung der Herzhemmungsfasern (§ 282). Treten dann weiter noch dyspnoctische Anfälle, wie sie nach Recurrenslähmung beobachtet werden (§ 234. II, 1 u. § 268. 4. b), oder wie sie nach Durchschneidung der Lungenäste der Vagi konstant sind (§ 268. 7.), in die Erscheinung, so kann, wenn diese Anfälle schwerer und häufiger werden, plötzlich der Tod unter asphyktischen Zeichen erfolgen. Selten gesellt sich zu dem Bilde noch die Lähmung der Kaumuskeln (infolge von Lähmung der motorischen Trigeminuswurzel), Verengerung der Pupillen (wegen Lähmung des Dilatatorencentrums) und Abducenslähmung.

281. Automatische Centra der Medulla oblongata.

Das Atemcentrum.[17]

Im verlängerten Marke liegt ein centraler Apparat, welcher die koordinierten rhythmischen Atembewegungen veranlaßt: das Atemcentrum. Zerstörung desselben bewirkt sofortiges Aufhören der Atembewegungen und somit den Tod. Das Centrum ist ein automatisches, die Reize für die Atembewegungen entstehen in ihm selbst, autochthon; denn noch nach Durchschneidung aller centripetaler Nerven, welche auf das Centrum etwa reflektorisch einwirken könnten, behält es seine rhythmische Tätigkeit (wenn auch in veränderter Weise, s. unten) bei (vgl. *Winterstein*[18]). Es kann aber auf das Centrum auch reflektorisch, auf der Bahn centripetaler Nerven, eingewirkt werden; ebenso hat der Wille einen gewissen Einfluß darauf. *Atemcentrum.*

Lage des Atemcentrums. Der Entdecker des Atemcentrums *Legallois*[19] (1811) beschränkte dasselbe auf eine umschriebene Stelle des verlängerten Markes, *Flourens*[20] (1824) suchte die Lage noch genauer zu bestimmen und bezeichnete eine engbegrenzte Stelle an der hinteren Spitze der Rautengrube als Point oder Nœud vital. Spätere Untersuchungen haben jedoch gezeigt, daß eine derartige enge Begrenzung der Stelle nicht möglich ist (vgl. *Gierke*[21], *Mislawsky*[22], *Holm*[23]). Nach *Gad*[24] und *Marinescu*[25] können in der Gegend des Nœud vital von *Flourens* weitgehende Zerstörungen vorgenommen werden, ohne daß die Atmung stillsteht; nach ihren Untersuchungen ist die gesamte sogenannte Formatio reticularis in der Medulla oblongata als Atemcentrum anzusehen. — Bei einseitiger querer Durchtrennung des Centrums erlischt die Atembewegung auf derselben Seite. Dagegen läßt sich die Medulla oblongata durch einen medianen Längsschnitt spalten, ohne daß die Synchronie der Atembewegungen auf beiden Seiten aufhört; sie muß also, wenigstens teilweise, durch Commissuren bedingt sein, die im Rückenmark liegen (*Nicolaides*[26]). *Lage.*

Vom Atemcentrum in der Medulla oblongata verlaufen absteigend die Bahnen der Atemnerven zum größten Teil im ventralen Abschnitt des vorderen Seitenstranges, zum kleinen Teil im lateralen Abschnitt des Vorderstranges (vgl. pag. 664) zu den Ganglienzellen der Vorderhörner, von denen nun die Atemnerven zu den Atemmuskeln gelangen. Die Ursprungskerne der Atemnerven im Rückenmark können als untergeordnete spinale Atemcentra aufgefaßt werden. Unter normalen Verhältnissen sind diese nicht selbständig tätig, sondern empfangen die Impulse von dem dominierenden Centrum in der Medulla oblongata; unter besonderen Bedingungen können jedoch auch die spinalen Centra automatisch tätig werden. *Atemnerven.* *Spinale Atemcentra.*

Wird bei neugeborenen, mit Strychnin vergifteten (wodurch die Erregbarkeit des Rückenmarks stark erhöht wird, vgl. pag. 651) Tieren das Mark unterhalb der Medulla oblongata mit scharfen Werkzeugen abgetrennt, so sieht man Atembewegungen am Thorax, von den spinalen Centren angeregt, fortbestehen (*Langendorff*[27]). Dasselbe tritt auch bei erwachsenen Säugetieren nach hoher Durchschneidung des Rückenmarks ein, wenn die stundenlang unterhaltene künstliche Atmung abgestellt wird (*Wertheimer*[28]); durch die lang unterhaltene künstliche Atmung werden die Tiere „künstlich kaltblütig" gemacht (vgl. pag. 461), so daß ihr Rückenmark eine ähnliche Selbständigkeit wie das des Kaltblüters erlangt (*Kronecker*[29], *Marckwald*[30]). — Daß aber unter gewöhnlichen Verhältnissen die Spinalcentren nicht automatisch funktionieren, zeigten *Porter* u. *Mühlberg*[31]: nach medianer Trennung der beiderseitigen Phrenicuscentren wird die eine Markhälfte am 2. Halswirbel quer durchschnitten: die gleichseitige Hälfte des Zwerchfelles bleibt dann dauernd (8 Tage beobachtet) bewegungslos. *Trendelenburg*[32] hob die Verbindung zwischen Medulla oblongata und Rückenmark durch Abkühlung des oberen Halsmarkes vorübergehend auf: die so reizlos isolierten spinalen Centra vermochten keine rhythmischen Atembewegungen zu unterhalten.

Es scheinen endlich auch noch in den oberhalb der Medulla oblongata gelegenen Teilen des Gehirns centrale Apparate vorhanden zu sein, die auf das Atemcentrum in der Medulla oblongata anregend oder hemmend

Cerebrale Atemcentra.

zu wirken imstande sind: cerebrale Atemcentra. Doch gehen die Anschauungen über die Wirkungsweise und Bedeutung dieser cerebralen Atemcentra noch sehr auseinander.

Im Sehhügel, in dem Boden des 3. Ventrikels, fand *Christiani*[33] ein besonderes Inspirationscentrum, welches durch Erregung des Opticus und Acusticus (auch nach vorausgegangener Exstirpation des Großhirns und der Streifenhügel), oder auch durch dirckte Reizung inspiratorisch vertiefte und beschleunigte Atemzüge und selbst Stillstand in der Inspiration bewirkt. Dieses Inspirationscentrum läßt sich exstirpieren; hiernach läßt sich ein exspiratorisch wirksames Centrum in der Substanz der vorderen Vierhügel, nicht weit vom Aquaeductus Sylvii entfernt, nachweisen. *Martin* u. *Booker*[34] nehmen in den hinteren Vierhügeln ein Inspirationscentrum an, *Lewandowsky*[35] ein Inspirationshemmungs-Centrum, ebenso *Nicolaides*[26]; der letztere Autor nimmt außerdem in den vorderen Vierhügeln ein Centrum an, welches hemmend auf das Centrum der aktiven Exspiration in der Medulla oblongata wirkt.

Inspirations- und Exspirationscentrum.

Das Atemcentrum besteht aus zwei, in abwechselnder Tätigkeit begriffenen Centralstellen: dem Inspirations- und dem Exspirationscentrum, von denen jedes den motorischen Centralpunkt für die Gruppe der Inspiratoren und der Exspiratoren bildet (§ 76).

Nach *Lewandowsky*[35] gibt es zwar ein besonderes Exspirationscentrum, bei der normalen Atmung ist jedoch allein das Inspirationscentrum tätig, indem es rhythmisch die Inspiratoren anregt und wieder erschlaffen läßt.

Abhängigkeit von dem Gasgehalte des Blutes.

Die Erregbarkeit und die automatische Erregung des Centrums ist von der Blutmischung abhängig, und zwar von dem Gehalte des Blutes an O und CO_2 (*J. Rosenthal*[36]).

In dieser Beziehung unterscheidet man:

Apnoe.

1. Völlige Atmungslosigkeit (Apnoe), — das Ruhen der Respirationsbewegungen wegen mangelnden Bedürfnisses hierzu. Sie findet sich, wenn das Blut mit O gesättigt und arm an CO_2 ist; ein Blut von solcher Mischung wirkt auf das Centrum nicht erregend und eben deshalb ruhen die von ihm beherrschten Muskeln. In diesem Zustande befindet sich der Foetus infolge der guten Blutversorgung durch die Placenta [ebenso manche Tiere im Winterschlafe (pag. 196)]. Läßt man Tieren reichlich Luft durch künstliche Atmungsvorrichtungen in die Lungen strömen, so hören sie auf zu atmen (*Hook,* 1667), weil die hochgradige Arterialisierung ihres Blutes eine Erregung des Respirationscentrums nicht zuläßt. Wenn wir ferner selbst durch sehr schnelle und tiefe Atemzüge in unserem Blute einen ähnlichen Gasgehalt bewirken, so treten hinterher längere „apnoetische Pausen“ ein.

Apnoetische Blutmischung.

A. Ewald[37] fand das Blut in den Arterien apnoetischer Tiere fast völlig mit O gesättigt, dagegen den CO_2-Gehalt darin vermindert; das venöse Blut war ärmer an O als im normalen Zustande. Letzteres rührt wohl daher, daß die apnoische Blutmischung den Blutdruck bedeutend herabsetzt, infolgedessen der Blutstrom verlangsamt wird. Es kann daher der O aus dem Capillarblute viel reichlicher entnommen werden.

Wenn man Tiere durch künstliche Lufteinblasungen in Apnoe versetzt, so ist die Änderung des Blutgehaltes nicht die einzige Ursache für den Stillstand der Atembewegungen, sondern es kommt hinzu eine reflektorisch durch die forcierte Dehnung der Lungenendzweige des Vagus bewirkte verminderte Erregbarkeit des Atemcentrums (*Gad*[38], *Knoll*[39]). Wird daher während einer derartigen Apnoe der Vagus reizlos ausgeschaltet, so setzen sofort wieder Inspirationen ein; bei durchschnittenen Vagis läßt sich durch künstliche Einblasungen viel schwieriger Apnoe erzeugen. Man muß daher unterscheiden eine

Apnoea vera und spuria.

Apnoea vera — bedingt durch O-Reichtum und CO_2-Armut des Blutes, wie sie in reiner Form bei der foetalen Apnoe vorliegt, und eine Apnoea spuria — reflektorisch bedingt durch die Vagusreizung (*Miescher-Rüsch*[40]).

Beim Vogel (Taube) kann man Apnoe herbeiführen durch Einblasen von Luft in den eröffneten Humerusknochen (der lufterfüllte Hohlraum des Knochens kommuniziert mit den Luftsäcken des Rumpfes und mit der Lunge) (*Nagel*[41]).

2. Die normale Anregung der Atmungscentren zum ruhigen Atmen (Eupnoe) — erfolgt durch eine Blutmischung, in welcher der Gehalt an O und CO_2 die normalen Grenzen nicht übersteigt (vgl. § 32, 33). *Eupnoe.*

3. Alle Momente, welche in dem die Centra durchströmenden Blute den normalen O-Gehalt vermindern und den CO_2-Gehalt vermehren, rufen Beschleunigung und Vertiefung der Atemzüge hervor, die sich schließlich zu einer angestrengten und mühsamen Tätigkeit aller Respirationsmuskeln steigern kann. Man nennt diesen Zustand Dyspnoe. *Dyspnoe.*

Erregend wirkt auf das Atemcentrum sowohl die Vermehrung der Kohlensäure, als auch die Abnahme des Sauerstoffs. Unter normalen Verhältnissen ist aber die Kohlensäure der Atemreiz; Sauerstoffmangel wirkt erst in höheren Graden erregend (*Zuntz*[42], *Plavec*[43], *Haldane* u. *Priestley*[44]). Nach *Zuntz*[42] fängt die Kohlensäure an, als Reiz wirksam zu werden, wenn ihre Spannung in den Lungenalveolen über 19—25 *mm* Hg steigt; eine Zunahme der Spannung um 1 *mm* bewirkt eine Zunahme der Atemgröße um ca. 800 cm^3 pro Minute. — Nach *Mareš*[45] ist die Dyspnoe infolge von Sauerstoffmangel und infolge von Kohlensäureanhäufung in ihrem Verlauf und in ihren Erscheinungen verschieden. *Kohlensäureüberschuß und Sauerstoffmangel als Atemreiz.*

Die Wirkung des Sauerstoffmangels hat man sich nach *Pflüger*[46] so vorzustellen, daß infolge desselben im Stoffwechsel leicht oxydabele Stoffe sich bilden, die nicht weiter verbrannt werden können: diese häufen sich im Blute an und wirken nun ihrerseits als Atemreiz. Ebenso wirkt bei Dyspnoe infolge hochgradiger Arbeit (neben der Gasänderung im Blute) ein bei der Muskelaktion sich bildender, noch unbekannter Stoff als Reizmittel des Centrums (*Geppert* u. *Zuntz*[47]), vielleicht eine Säure (*Lehmann*[48]).

Leitet man Blut dyspnoetischer Mischung durch die Gefäße des Hirns eines normalen Tieres, so wird dieses dyspnoetisch.

4. Wirkt die abnorme Blutmischung anhaltend reizend fort, so entsteht schließlich durch Überreizung der Atmungscentra Erschöpfung: die Atmung wird nach Zahl und Tiefe der Bewegungen wieder beschränkt, es erfolgen weiterhin nur noch wenige schnappende Züge, — dann ruhen die Atemmuskeln völlig; alsbald erstirbt dann auch die Herzbewegung (§ 38). Diesen Zustand nennt man Asphyxie; — an dieselbe schließt sich der Erstickungstod: Suffokation. Können jedoch die Ursachen beseitigt werden, so läßt sich unter günstigen Verhältnissen durch künstliche Anregung der Atmungsmuskeln und der Herztätigkeit die Asphyxie überwinden, so daß durch den dyspnoetischen Zustand hindurch der der Eupnoe wieder erreicht wird. — Wird die Blutmischung nur ganz allmählich mehr und mehr venös, so kann Asphyxie erfolgen ohne die Zeichen vorausgegangener Dyspnoe, wie beim ruhigen, ganz allmählich erfolgenden Tode. Es handelt sich hier gewissermaßen um ein „Einschleichen des Reizes“ (vgl. § 244. 5). *Asphyxie.* *Suffokation.*

Mit der akut auftretenden Dyspnoe sind Krämpfe verbunden (§ 286). Nach Exstirpation der großen Hemisphären (ebenso bei tiefer Betäubung mit Chloroform) sind diese sehr gering oder fallen ganz fort. Nach Entfernung der Sehhügel scheinen überhaupt keine allgemeinen Krämpfe mehr aufzutreten (*Högyes*[49]).

Unter den **Ursachen der Dyspnoe** sind zu nennen: 1. Direkte Beschränkung der Tätigkeit des Atmungsorganes: Verminderung der respiratorischen Fläche durch Entzündungen, akutes Ödem oder Kollaps der Alveolen, Verstopfung der Alveolencapillaren, Kompression der Lungen oder Zusammensinken derselben durch Lufteintritt in die Pleurahöhlen, Stenosen der Luftwege. — 2. Absperren der normalen Atmungsluft durch *Ursachen der Dyspnoe.*

Strangulation, Einschluß in enge Räume, Ertrinken. — 3. Darniederliegen des Kreislaufes, wodurch der Medulla oblongata nicht hinreichendes Blut und somit auch nicht die nötige Ventilation gespendet wird: bei Entartungen des Herzens, Klappenfehlern, künstlich durch Ligatur der Kopfschlagadern (*Kussmaul* u. *Tenner*[50]), oder auch durch Behinderung des venösen Abflusses aus der Schädelhöhle (*Landois*[51], *L. Hermann* u. *Escher*[52]), endlich durch reichliche Injektion von Luft (pag. 162), oder indifferenter Körper in das rechte Herz. — 4. Direkte Blutverluste, die ebenfalls durch Stockung des Gaswechsels in der Medulla oblongata wirken (*Gad* u. *Holovtschiner*[53]). Hierher gehört auch das dyspnoetische Luftschnappen der abgeschnittenen Köpfe, namentlich junger Tiere.

Bei der Entwicklung der Dyspnoe und dem Übergang derselben in die Asphyxie zeigt sich zuerst beschleunigtes und vertieftes Atmen, — dann folgt nach Verlauf der allgemeinen Konvulsionen und des gleichzeitigen Exspirationskrampfes ein Stadium völliger Atemruhe in Erschlaffung („asphyktische Atempause"). Schließlich treten nur noch einige schnappende „prämortale Inspirationen" auf, bis der Tod erfolgt (*Högyes*[49], *Sigm. Mayer*[54]).

Wärmereizung des Atemcentrums.

Auch durch **erhöhte Temperatur** — kann das Atemcentrum zu vermehrter Tätigkeit angeregt werden (§ 200. II. 3.): Wärmepolypnoe. Dies findet auch dann statt, wenn allein das Gehirn von wärmerem Blute durchströmt wird, wie es *A. Fick* u. *Goldstein*[55] sahen, als sie die freigelegten Carotiden in Heizröhren einbetteten. Es wirkt in diesem Versuche offenbar das erhitzte Blut direkt auf die Oblongata und die cerebralen Atmungscentra (*Gad* u. *Mertschinsky*[56]). Bei gesteigerter Temperatur läßt sich durch forcierte künstliche Atmung und die dadurch geschaffene hohe Arterialisierung des Blutes dennoch keine Apnoe erzeugen. Ähnlich wirken die Brechmittel (*Hermann* u. *Grimm*[57]). — Nach *Nicolaides* u. *Dontas*[58] kommt jedoch die Wärmepolypnoe nur durch Vermittlung des Wärmecentrums der Corpora striata (vg. § 293. I.) zustande, nicht durch direkte Einwirkung auf die Medulla oblongata.

Elektrische Reizung.

Kronecker u. *Marckwald*[59] fanden auch elektrische Reizung des Centrums wirksam; die Reizung der vom Hirn getrennten Medulla oblongata löste Atembewegungen aus, oder verstärkte die vorhandenen. *Langendorff*[27] sah infolge elektrischer, mechanischer oder chemischer (Salz-) Reizung meist exspiratorische Wirkung eintreten, dagegen nach Reizung des Halsmarkes (subordiniertes Centrum) inspiratorischen Effekt. — Nach *Laborde*[60] hat eine oberflächliche Läsion in der Gegend der Spitze des Calamus scriptorius einen wenige Minuten langen Stillstand der Atembewegungen zur Folge.

Außer dieser direkten Erregung des Atmungscentrums an Ort und Stelle kann auf dasselbe noch eingewirkt werden durch den Willen und reflektorisch durch eine Anzahl centripetalleitender Nerven.

Einwirkung des Willens.

1. Durch den Willen — vermögen wir nur für kurze Zeit die Atmung anzuhalten, und zwar so lange, bis die gesteigerte venöse Blutmischung das Atemcentrum zur neuen Tätigkeit anregt. Auf längere Zeit läßt sich Zahl und Tiefe der Bewegungen verändern; außerdem gebietet der Wille über den Rhythmus derselben.

Mavrakis u. *Dontas*[61] bestimmten bei Hunden eine Stelle im oberen Teile der vorderen Centralwindung, deren Reizung reine Atembewegungen hervorruft. Die von dieser Stelle ausgehenden Fasern gehen ungekreuzt durch die Capsula interna, den Hirnschenkelfuß und die Basalganglien zum Mittelhirn, in welchem sie ganz nahe an der Mittellinie bis zu ihrer Endigung in der Medulla oblongata zum Atemcentrum derselben Seite verlaufen.

Reflektorische Erregung.

2. Reflektorisch — kann auf das Atemcentrum von zahlreichen centripetalen Nerven aus eingewirkt werden, und zwar sowohl anregend wie hemmend (Atemreflexe).

Lungenfasern des Vagus.

a) Die Lungenfasern des Vagus. — Die beiderseitige Durchschneidung der Vagi bewirkt Verlangsamung und Vertiefung der Atembewegungen; die Atmung erfolgt unter übermäßiger, unzweckmäßiger Inspirationsanstrengung (§ 268. 7). Auf der Bahn des Vagus fließen dem Atemcentrum in der Norm von den Lungen her Reize zu, welche regulatorisch auf die Atembewegungen einwirken.

Künstliche Reizungen der Vagi, resp. des centralen Vagusstumpfes sind von sehr vielen Autoren vorgenommen worden (vgl. *Rosenthal*[62], *Marckwald*[30], *Boruttau*[63]); die Re-

sultate dabei sind sehr schwankend: bald inspiratorische, bald exspiratorische Wirkungen, bald beides. Von Bedeutung ist für den Reizerfolg die Art (elektrische, mechanische, chemische Reize), Stärke und zeitliche Dauer der Reize. Nach *Lewandowsky*[64] bewirkt Reizung des centralen Vagusstumpfes mittels tetanisierender Induktionsströme bei schwacher Reizung eine verminderte Inspirationstiefe, dann mit steigender Stärke zeigt sich der Reihe nach beschleunigte Atmung, eine stärkere mit Übergang des Thorax in Inspirationsstellung, dann Inspirationsstillstand, endlich unregelmäßige Unruhe der Atembewegungen mit aktiver Exspiration. Nach *Boruttau*[63] wirken Momentanreize inspirationsanregend, Dauerreize inspirationshemmend.

Hering u. *Breuer*[65] untersuchten die natürlichen Reize, welche unter normalen Verhältnissen von den Endigungen der Vagusfasern in den Lungen dem Atemcentrum zufließen. Sie fanden, daß die inspiratorische Erweiterung der Lungen (z. B. experimentell durch Einblasung) reflektorisch eine Exspiration bewirkt, die exspiratorische Verkleinerung der Lungen (künstlich durch Nachlassen des Druckes oder Aussaugung der Luft) eine Inspiration: Selbststeuerung der Atmung. Die centripetalen Fasern, welche diese Reize dem Atemcentrum übermitteln, verlaufen im Vagus, nach Durchschneidung des Vagus fallen diese Reflexe fort. *Selbststeuerung der Atmung.*

Um die bei der gewöhnlichen Atmung durch die Erweiterung und Verengerung der Lungen ausgelösten Einwirkungen auf das Atemcentrum zu untersuchen, muß man den Vagus reizlos ausschalten, damit nicht, wie bei Durchschneidung, Durchquetschung usw. durch die Ausschaltung selbst der Vagus erregt wird. Eine derartige reizlose Vagusausschaltung läßt sich erreichen durch Abkühlung des Nerven (*Gad*[66]), durch Anelektrotonus (*Pflücker*[67]), durch Ammoniak oder Narkotica (*Fröhlich*[68]). Auf Grund derartiger Versuche kam *Gad* zu der Vorstellung, daß bei gewöhnlicher ruhiger Atmung nur inspirationshemmende Fasern in Tätigkeit treten, nicht inspiratorisch wirksame. Nach *Lewandowsky*[64] sind im Vagus überhaupt nur inspirationshemmende Fasern vorhanden. *Boruttau*[63] nimmt ebenfalls nur eine Art von Fasern im Lungenvagus an, bei Dauerreizung wirken sie inspirationshemmend, bei Reizung mit kurzen Einzelreizen dagegen inspiratorisch. Nach den Untersuchungen von *Schenck*[69], *Ishihara*[70], *Dose*[71] wirkt der Lungenvagus bei gewöhnlicher Inspiration inspirationshemmend, bei gewöhnlicher Exspiration aber noch nicht inspirationsanregend, es ist hierbei vielmehr die durch die Lungendehnung bewirkte Inspirationshemmung noch nicht einmal völlig aufgehoben; erst bei sehr verstärkter Exspiration wirkt endlich der Vagus auch inspirationsanregend. — *Alcock* u. *Seemann*[72] fanden dementsprechend eine negative Schwankung des Ruhestroms des peripheren Vagusstumpfes (vgl. § 252. 4) beim Aufblähen, zuweilen auch beim Aussaugen der Lungen, bei normaler ungestörter Atmung eine Abnahme des Stromes bei der Inspiration, eine Zunahme bei der Exspiration (vgl. *Einthoven*[73]). *Reizlose Ausschaltung des Vagus.*

Ist eine Lunge atelektatisch (luftleer), so sind die Lungenfasern des Vagus dieser Seite unerregbar. Es wirkt daher die Durchschneidung des Vagus auf der Seite der gesunden Lunge ebenso wie die doppelseitige Vagisektion (*Löwy*[74]).

b) Im N. laryngeus superior und inferior (*Burkart*[75]) verlaufen Hemmungsnerven der Atmung; Reizung dieser Nerven oder ihrer centralen Stümpfe bewirkt Inspirationshemmung, verbunden mit aktiver Exspiration und Schluß der Glottis (Husten). *Auf das Atemcentrum reflektorisch wirkende Nerven.*

Sogar eine direkte elektrische, mechanische oder chemische Reizung des Centrums selbst kann die Atmung hemmen (*Langendorff*[76]), vielleicht deshalb, weil der Reiz die centralen Enden jener Hemmungsnerven an ihrer Eintrittsstelle in die Ganglien des Atmungscentrums trifft.

Die Nasenäste des Trigeminus (*Kratschmer*[77]) bewirken bei ihrer Reizung Stillstand der Atmung in der Exspiration (beim Niesen wird durch die kräftige Exspiration eine Entfernung des Reizes angestrebt), ebenso der Glossopharyngeus (*Marckwald*[78]). Von den höheren Sinnesnerven kommen ebenfalls Reflexe auf die Atmung zustande, hauptsächlich anregender Art, so von den Nn. optici und acustici (*Christiani*[33]), N. olfactorius (*Beyer*[79]). Unter den Spinalnerven bewirkt die Reizung sensibler Hautnerven, namentlich des Brustkastens und des Bauches (z. B. durch eine plötzliche kalte Dusche, Eintauchen in kaltes Wasser; *Falk*[80]),

ebenso des N. splanchnicus (*Graham*[81]) Exspirationsstillstand, bei Reizung der Hautnerven oft nach vorhergegangenen klonischen Zuckungen der Atmungsmuskeln. Im N. phrenicus verlaufen centripetale Fasern, deren Reizung das Atemcentrum erregt (*Malschin*[82]).

Seemann[83] untersuchte die Wirkung einer Kombination mehrerer auf das Atemcentrum exspiratorisch wirkender Reflexe: Vagusreflex einerseits und Trigeminus- oder Olfactoriusreflex andrerseits hemmen sich gegenseitig; Trigeminus- und Olfactoriusreflex dagegen summieren sich.

Als eine Irradiation von der Erregung des Schluckcentrums auf das Atmungscentrum entsteht „das Schluckatmen", d. h. eine geringe Zwerchfellcontraction nach jedem Schlucke (*Marckwald*[84]) (§ 280. 7).

Cheyne-Stokessches Atmungsphänomen.

Eine merkwürdige Veränderung im Rhythmus der Atemzüge liefert das *Cheyne-Stokes*sche (1816) Respirationsphänomen, welches bei Hirnaffektionen, Herzkrankheiten und bei urämischer Intoxikation vorkommt. Hier wechseln Atmungspausen von $^1/_2$—$^3/_4$ Minuten mit Reihen von 20—30 Atemzügen ab, von zusammen ebenfalls $^1/_2$—$^3/_4$ Minuten. Jede Respirationsreihe setzt sich zusammen aus Atemzügen, die erst oberflächlich sind, dann immer tiefer und dyspnoetisch werden, dann wieder oberflächlicher verlaufen. Nun folgt wieder die Pause. In dieser sind die Pupillen (während die Bulbi Bewegungen ausführen) eng und reaktionslos, der Blutdruck ist gesunken. In sehr schweren Fällen sah man in den Pausen völlige Bewußtlosigkeit, Analgesie, Aufhören der Reflexe und sogar Unvermögen zu Schlingbewegungen, sehr selten auch gegen das Ende der Pause Muskelzuckungen. Bei Beginn der Atembewegung werden die Pupillen wieder weiter und reaktionsfähig. Oft sah man das während der Pause erloschene Bewußtsein mit den beginnenden Respirationen regelmäßig wieder aufdämmern.

Als Ursache nimmt man Schwankungen in der Erregbarkeit des Atemcentrums an, welche in der Pause ihren niedrigsten Grad erreicht. *Luciani*[85] sah das Phänomen eintreten nach Verletzung der Oblongata oberhalb des Atemcentrums, nach der Apnoe bei stark mit Opium vergifteten Tieren, endlich im letzten Stadium der Erstickung bei Atmung im abgeschlossenen Raume.

Im Winterschlaf — ist diese Atmungsart normal beim Siebenschläfer, Igel, Caiman. — Werden Frösche unter Wasser getaucht gehalten, oder wird ihnen die Aorta zugeklemmt, so werden sie nach einigen Stunden reaktionslos. Herausgenommen, respektive nach Wegnahme der Klemme, erholen sie sich alsbald wieder und zeigen nun stets das Phänomen; bei solchen Frösehen kann die Blutbewegung zeitweilig unterbrochen werden, während die Erscheinung anhält (*Sokolow* u. *Luchsinger*[86]). Abschneiden der Blutzufuhr beim Frosche durch Verblutung bewirkt ebenfalls in Perioden abgeteilte Atemzüge. Nun folgt ein Stadium einzelner, seltener Züge, dann stockt die Atmung völlig. In den Pausen zwischen den Perioden löst jede mechanische Hautreizung eine Atmungsgruppe aus (*Siebert*[87], *Langendorff*[88]). „Periodisches Atmen" — ohne Variation in der Größe der einzelnen Atemzüge (sogenanntes *Biot*sches Atmen) kommt auch normal im Schlafe vor. — Muscarin, Digitalin, Curare, Chloralhydrat, Schwefelwasserstoff und die Gifte mancher Infektionskrankheiten (Typhus, Diphtherie, Scharlach) vermögen ebenfalls ein periodisches Atmen zu erzeugen.

Auslösung der ersten Atemzüge.

Die Auslösung der ersten Atembewegungen. — Der Foetus befindet sich bis nach erfolgter Geburt im apnoetischen Zustande, da ihm reichlich O durch die Placenta zugeführt wird. Alle Momente, welche diese Zufuhr hemmen, hauptsächlich Kompression der Nabelgefäße und anhaltende Wehentätigkeit, ziehen O-Abnahme und CO_2-Zunahme im Blute nach sich, wodurch eine das Atmungscentrum erregende Blutmischung sich bildet und damit der Impuls zur Atembewegung selbst. So kann auch bereits innerhalb der uneröffneten Häute des ausgestoßenen Eies der Foetus zu Atembewegungen angeregt werden (*Vesal*, 1542). Dauern die den fötalen Gaswechsel in der Placenta unterbrechenden Ursachen an, ohne daß die normale Lungenatmung dafür eintritt, so wird die angeregte Atmung dyspnoetisch und schließlich erfolgt der Tod durch Erstickung. Entwickelt sich die Venosität des Fötalblutes ganz allmählich, wie z. B. beim ruhigen, langsamen Tode der Mutter, so kann die Medulla oblongata des Foetus allmählich absterben, ohne daß es zu Atembewegungen kommt, ohne daß

also die fötale Apnoe unterbrochen wird. Das ist eine Lähmung durch „einschleichenden Reiz“ (§ 244. 5).

Ähnlich wie die Kompression der Nabelgefäße, kann auch die Erstickung der Mutter wirken. In diesem Falle entzieht sogar das mütterliche, schnell venös gewordene Blut der Frucht den O aus dem Blute (*N. Zuntz*[89]), wodurch also der Tod der Frucht noch mehr beschleunigt wird. Ist die Mutter durch CO schnell asphyktisch geworden, so kann der Foetus länger am Leben bleiben, da das CO-Hämoglobin des mütterlichen Blutes dem Fötalblute natürlich keinen O entziehen kann (§ 21) (*Högyes*[90]). [Bei langsamer Vergiftung tritt aber auch CO in das Fötalblut über: *Gréhant* u. *Quinquaud*.[91]]

In vielen Fällen, zumal wenn nach anhaltender Wehentätigkeit das Atemcentrum des Foetus bereits in seiner Erregbarkeit sehr geschwächt ist, genügt die nach der Geburt noch hochgradiger werdende dyspnoetische Beschaffenheit des Blutes allein nicht, die Atembewegungen in rhythmischer und typischer Form anzuregen. Hierzu bedarf es vielmehr noch der Reizung der äußeren Haut, z. B. durch die Abkühlung beim Verdunsten des Fruchtwassers an der Luft, Schläge auf die Glutäen, Frottieren etc.

Künstliche Atmung bei Erstickten.

Künstliche Atembewegungen bei Erstickten. — Bei Menschen macht man zur Wiederbelebung im Zustande der Asphyxie „künstliche Atembewegungen“. Es handelt sich dabei zumeist um Erstickte, Erdrosselte, Ertrunkene oder um asphyktisch geborene (intrauterin erstickte) Kinder. Vor Anstellung der künstlichen Atembewegungen sind etwaige in den Luftwegen befindliche, fremde Substanzen (Schleim oder ödematöse Flüssigkeiten bei Neugeborenen oder Erstickten, Wasser bei Ertrunkenen) zu entfernen. Es sind verschiedene Handgriffe und Methoden für die künstliche Atmung angegeben worden, auf welche jedoch hier nicht eingegangen werden kann (vgl. *Ploman*[92]). — Die künstliche Atmung wirkt wiederbelebend sowohl durch O-Zufuhr und CO_2-Abfuhr aus dem Blute, als auch namentlich unterstützend für die Fortbewegung des Blutes im Herzen und in den großen Gefäßen der Brusthöhle, also circulationsanregend. Ist die Herzaktion bereits erloschen, so ist die Wiederbelebung erfolglos.

Wiederbelebung durch Herzkompression.

Es sollen hier die merkwürdigen Versuche von *Böhm*[93] angefügt werden, welcher Tiere (Katzen), deren Atmung und Herzschlag durch Erstickung oder Vergiftung durch Kaliumsalze oder Chloroform bereits 40 Minuten völlig aufgehört hatten, und bei denen der Druck in der Carotis bis auf 0 gesunken war, durch rhythmische Kompression des Herzens in Verbindung mit künstlicher Respiration wiederbeleben konnte. Die Kompression des Herzens erzeugt eine geringe Blutbewegung (etwa wie ganz schwache Systolen); zugleich wirkt die Kompression als rhythmischer Herzreiz. Zuerst kehrt der Herzschlag wieder, dann auch die Atmung. Nach dem Wiedererwachen der Atmung tritt auch die Reflexerregbarkeit wieder ein, — allmählich auch die willkürlichen Bewegungen. Die Tiere sind erst einige Tage blind, ihr Gehirn ist sehr träge funktionierend, ihr Harn ist stark zuckerreich. Die Versuche zeigen, wie hochwichtig bei der Wiederbelebung Asphyktischer die gleichzeitige Einwirkung auf das Herz ist. *Prus*[94] fügte bei Tieren noch die Infusion physiologischer Kochsalzlösung mit Zusatz von 0,03% Sodasaccharat in die Arteria femoralis hinzu, wodurch der Kreislauf durch Erhöhung der Druckdifferenz im Arterien- und Venengebiete gehoben wird, und konnte so selbst eine Stunde nach der Chloroform-Asphyxie noch Hunde retten. — Über Wiederbelebung beim Menschen durch Massage des Herzens vgl. *Green*[95].

282. Das Centrum der Hemmungsnerven des Herzens.

Die Fasern des N. vagus, welche mäßig stark gereizt, die Herztätigkeit vermindern, stark gereizt jedoch Stillstand des Herzens in Diastole bewirken (§ 268. 6), haben ihr Centrum in der Medulla oblongata stark seitlich in der Rautengrube nahe dem Corpus restiforme (*Laborde*[96]). Das Centrum entsendet teils die Zahl der Schläge vermindernde (negativ chronotrope Wirkung), teils die Kraft der Contractionen herabsetzende (negativ inotrope Wirkung, vgl. § 46) Fasern zu allen Herzteilen sowie zu den Muskeln der oberen Hohlvene.

Lage

und Wirkung.

Tonische Innervation.

Das Centrum ist tonisch innerviert, d. h. ununterbrochen wird von demselben aus auf der Bahn des Vagus hemmend auf den Herzschlag

eingewirkt; Durchschneidung der Vagi bewirkt daher infolge des Wegfalls der Hemmung eine Zunahme der Herzfrequenz (Vagustonus). Der Tonus des Herzhemmungscentrums beruht nicht auf reflektorischer Anregung, sondern ist automatischer Natur.

Der Vagustonus fehlt beim Frosch, ebenso bei neugeborenen Säugetieren und beim Menschen in den ersten Wochen nach der Geburt (*Soltmann*[97]). Die Abnahme der Pulsfrequenz beim wachsenden Hund ist nach *v. Lhota*[98] vor allem bedingt durch das Auftreten und die allmähliche Verstärkung des Vagustonus. Unmittelbar nach der Geburt oder bald nach derselben bewirkt daher auch Injektion von Atropin, welches die Vagusendigungen im Herzen lähmt, keine oder nur eine sehr geringfügige Pulsbeschleunigung.

Art der Erregung.

Das Herzhemmungscentrum kann sowohl direkt an Ort und Stelle — als auch reflektorisch von centripetalen Nerven aus erregt werden.

Direkte Erregung des Herzhemmungscentrums.

I. Direkte Erregung des Centrums. — Das Centrum wird direkt durch dieselben Momente erregt wie das Atemcentrum. — 1. Plötzliche Anämie der Oblongata [durch Unterbindung beider Carotiden und beider Subclaviae, — oder durch Enthauptung (eines Kaninchens) bei alleiniger Erhaltung der Vagi] bewirkt Verlangsamung und selbst vorübergehenden Stillstand der Herzschläge (*Landois*[99] 1865). — 2. In ähnlicher Weise wirkt die plötzliche venöse Hyperämie, die man durch Unterbindung der vom Kopfe herkommenden Venen erzeugen kann (*Landois*[51] 1867, *Hermann* u. *Escher*[52]). — 3. Auch die vermehrte Venosität des Blutes, entweder durch Unterbrechung der Atmung oder durch Einblasen CO_2-reicher Gasgemenge in die Lungen hervorgerufen, wirkt ebenso (vgl. *Verworn*[100]). Da bei starker Wehentätigkeit der Kreislauf in der Placenta beeinträchtigt wird, so erklärt sich die Schwächung der fötalen Herzaktion bei starken Wehen als dyspnoetische, centrale Vagusreizung. — 4. Erhöhter Blutdruck in den Schlagadern des Gehirns erregt das Herzhemmungscentrum (*Bernstein*[101], *Biedl* u. *Reiner*[102]). Die Blutdrucksteigerung nach Adrenalin-Injektion (vgl. pag. 432) ist daher viel größer, wenn die Vagi vorher durchschnitten oder durch Atropin gelähmt sind; bei erhaltenen Vagis wird durch die Steigerung des Blutdruckes das Herzhemmungscentrum gereizt und so der Erhöhung des Blutdruckes entgegen gewirkt. — 5. Durchleiten von heißem Blut (47—48°C) durch die Hirngefäße verlangsamt die Herzschläge, solange die Vagi erhalten sind (*Cyon*[103]).

6. Chemische Reizung des Centrums ist ebenfalls wirksam: ein Kochsalzkrystall, auf die Oblongata des Froseh es gelegt, hemmt den Herzschlag.

In dem Momente, in welchem durch Erregung des Atemcentrums eine Inspiration erfolgt, findet eine Schwankung in der Erregung des Herzhemmungscentrums statt (*Fredericq*[104]).

Reflektorische Erregung des Herzhemmungscentrums.

II. Reflektorisch — kann das Herzhemmungscentrum erregt werden: — durch Reizung zahlreicher sensibler Nerven (*Lovén*[105], *Kratschmer*[106]), so auch des Vagus selbst [Reizung des centralen Vagusstumpfes bei Erhaltung des anderen Vagus (*Aubert* u. *Roever*[107])], ganz besonders durch Reizung der sensiblen Nerven der Baucheingeweide durch Klopfen auf den Bauch des Frosches (*Goltz*[108]scher „Klopfversuch"), ebenso durch Reizung des Splanchnicus direkt (*C. Ludwig* u. *Asp*[109]). Sehr starke Reizung sensibler Nerven hemmt jedoch die angeführten Reflexe auf den Vagus, ebenso wie sie überhaupt reflexhemmend wirkt (§ 276. 3). — Über die Erregung des Herzhemmungscentrums bei Reizung des N. depressor vgl. § 268. 5.

Der *Goltz*sche Versuch gelingt sehr prompt, wenn man die Reizung auf die bloßgelegten Gedärme (des Frosches) einwirken läßt, welche durch längeres Verweilen an der Luft

in Entzündung geraten sind. Auch bei Hunden hat Reizung des Magens Pulsverlangsamung zur Folge (*Sigm. Mayer* u. *Přibram*[110]). Bei Menschen kann durch einen Schlag oder Tritt vor den Unterleib reflektorische Erregung des Herzhemmungseentrums und infolge der dadurch verlangsamten oder zeitweilig aufgehobenen Circulation in den Hirngefäßen Ohnmacht bewirkt werden.

Reflektorisch wird die Erregung des herzhemmenden Centrums nach *Hering*[111] herabgesetzt durch Aufblasen der Lungen mit atmosphärischer Luft. (Hierbei zeigt sich zugleich bedeutende Blutdrucksenkung [§ 268. 7].)

Beim Menschen hat forciertes Pressen wegen des verstärkten intrapulmonären Druckes eine Beschleunigung des Herzschlages zur Folge, die von *Sommerbrodt*[112] auf eine Herabsetzung der Tätigkeit der tonisch innervierten Herzvagi bezogen wird. Gleichzeitig wird hierdurch depressorisch auf das vasomotorische Centrum gewirkt.

Trennung der chronotropen und inotropen Wirkung.

Die chronotrope und inotrope Wirkung des Vagus sind an verschiedene Fasern gebunden, die sich sowohl rücksichtlich ihrer anatomischen Anordnung, als auch rücksichtlich ihrer Beeinflussung durch Gifte verschieden verhalten (*Gaskell*[113] 1882, *Pawlow*[114] 1887). Reizung der Scheidewandnerven beim Frosche hat nur inotrope Wirkung, Reizung des Vagus nach Durchschneidung der Scheidewandnerven nur chronotrope Wirkung (*F. Hofmann*[115]). Auch bei Schildkröten sind beide Faserarten anatomisch getrennt (*Gaskell*[113]).

Latenz.

— Die hemmende Wirkung tritt nicht sofort im Momente der Reizung ein, sondern erst nach einer Latenzzeit von $^1/_6$—$^1/_5$ Sekunde (*Donders*[116], *Nuël*[117]). Ist die Reizung beseitigt, so verharrt das Herz noch eine kurze Frist in der Ruhe: es hat also die Vagusreizung eine „hemmende Nachwirkung". —

Nachwirkung.

Steht das Herz durch Vagusreizung still, so macht es auf eine direkte Reizung (z. B. Nadelstich) eine einmalige wohlgeordnete Contraction. —

Vagusreizung beim Menschen.

Durch Digitalkompression gegen die Halswirbelsäule läßt sich der Vagus mitunter auch beim Menschen erfolgreich mechanisch reizen (*Czermak*[118], *Concato*[119]); [doch sah man hiernach auch bedrohliche Ohnmachtsanfälle auftreten, weshalb vor Anstellung dieses Versuches zu warnen ist].

Wirkung einiger Gifte.

Digitalin vermindert den Herzschlag durch Reizung des Vaguscentrums. Größere Dosen setzen die Erregbarkeit des Vaguscentrums herab und erhöhen zugleich die der beschleunigenden Herznervencentren, wodurch dann der Herzschlag vermehrt wird. In kleinen Dosen erhöht Digitalin auch den Blutdruck durch Erregung des Vasomotorencentrums und der Elemente der Gefäßwand. — Atropin lähmt die Vagusenden im Herzen, Muscarin reizt sie. Der durch Muscarin bewirkte Herzstillstand kann durch Atropin wieder aufgehoben werden. — Curare lähmt die Vagi, ebenso starke Abkühlung und hohes Fieber. Nicotin reizt erst den Vagus und lähmt ihn sodann.

283. Das Centrum der beschleunigenden und kraftsteigernden Herznerven.

Es ist wahrscheinlich, daß in der Medulla oblongata ein Centrum seinen Sitz hat, welches einerseits accelerierende (positiv chronotrope) und andrerseits die systolische Kraft steigernde (positiv inotrope, vgl. § 46) Fasern zum Herzen entsendet. Diese verlaufen von der Oblongata (wo der genauere Sitz noch unermittelt ist) im Rückenmarke abwärts und treten durch die Rami communicantes der 5 oberen Brustnerven in den Sympathicus (vgl. pag. 642). Von hier verläuft ein Hauptzug dieser Fasern durch das erste sympathische Brustganglion des Grenzstranges und die Ansa Vieussenii und von hier zum Plexus cardiaeus. Dieser Nerv wird als N. accelerans cordis bezeichnet. Reizung der Medulla oblongata nach Durchschneidung beider Vagi, ferner die des unteren Endes des durchschnittenen Halsmarkes, weiterhin auch des unteren Cervicalganglions, oder des obersten Dorsalganglions (Ggl. stellatum) hat daher Beschleunigung und Verstärkung des Herzschlages (Hund, Kaninchen) zur Folge (*v. Bezold*[120], *M.* u. *E. Cyon*[121]).

N. accelerans cordis.

Es ist wahrscheinlich, daß die beschleunigenden und die kraftverstärkenden Nerven verschieden sind, sowohl rücksichtlich ihrer anatomischen Anordnung als auch rücksichtlich ihrer Beeinflussung durch verschiedene Gifte (*Pawlow*[114]).

Unterscheidung von der Aeceleration des Herzschlages durch Vasomotorenreizung.

Bei der Reizung des verlängerten Markes, oder des Cervicalmarkes werden zugleich auch die hier liegenden Vasomotoren mitgereizt und dadurch starkes Steigen des Blutdrucks bewirkt. Da nun aber die Steigerung des Blutdrucks allein schon den Herzschlag beschleunigt, so kann die angeführte Reizung nicht ohne weiteres die Existenz der accelerierenden Fasern in diesen Centralteilen beweisen. Beweisend wird der Versuch erst dann, wenn man vor der Reizung durch Ausrottung der Splanchnici den Blutdruck enorm erniedrigt (pag. 238 u. 688), so daß dieser nicht mehr accelerierende Wirkung ausüben kann. — Indirekt kann man auch zeigen, daß, wenn alle Nerven des Herzgeflechtes, also auch die accelerierenden Fasern weggenommen sind, nach Reizung des verlängerten oder des Cervicalmarkes die Pulsfrequenz (durch Blutdruckerhöhung) nicht in dem Maße steigt wie vor dieser Exstirpation.

Das Centrum ist jedenfalls nicht tonisch erregt, denn die Durchschneidung der Nerven verlangsamt nicht den Herzschlag; ebenso negativ ist die Zerstörung der Oblongata oder des Cervicalmarkes selbst.

Doch muß auch hier (zur Erzielung hochgradiger Blutdruckherabsetzung) vorher der N. splanchnicus ausgerottet werden, damit nicht die Verlangsamung der Herzschläge, welche infolge des gesunkenen Blutdruckes nach Markzerstörung eintritt, als von der Zerstörung des accelerierenden Centrums herrührend, irrtümlich gedeutet wird (*M.* u. *E. Cyon*[121]).

Die Pulsbeschleunigung bei verstärkter Muskeltätigkeit ist zurückzuführen auf eine gleichzeitig mit der Erregung der Bewegungsnerven erfolgende Anreizung der Ac. celerantes, während die hemmenden Nerven in ihrer Erregung nachlassen (*H. E. Hering*[122]). Sie tritt besonders bei schwachen Rekonvaleszenten hervor. Das Herz tritt nach stärkerer Arbeit erst später wieder in die normale Aktion zurück; Übung in der Arbeit begünstigt dies.

Willkürliche Herzbeschleunigung.

Höchst auffallend sind die Fälle (*Tarchanoff*[123], *van de Velde*[124]), in welchen Menschen durch alleinigen Willensimpuls (in der Ruhe, ohne Änderung der Atmung) ihre Pulszahl selbst bis zum Doppelten vermehren konnten.

Die direkte Reizung des Accelerans hat einen nur langsam eintretenden Erfolg; nach Aufhören der Reizung verschwindet die Wirkung nur allmählich. — Werden Vagus und Accelerans gleichzeitig gereizt, so tritt während der Reizung nur die hemmende Vaguswirkung in die Erscheinung, nach Aufhören der Reizung schwindet die hemmende Wirkung schnell und es bleibt die Nachwirkung des Accelerans bestehen. Wird während der Acceleranswirkung plötzlich der Vagus gereizt, so erfolgt prompte Abnahme der Zahl der Herzschläge; hört nun der Vagusreiz auf, so beginnt schnell wieder die Beschleunigung (*Schmiedeberg*[125], *Baxt*[126]). — Die accelerierenden Nerven (Frosch) werden durch Kälte geschwächt, durch Erwärmung in ihrer Wirkung erhöht (*Stewart*[127]).

Nach Versuchen von *Stricker* u. *Wagner*[128] findet bei Hunden mit doppelseitiger Vagidurchtrennung eine Verminderung der Herzschläge statt, wenn die beiden Accelerantes durchschnitten werden. Es würde dies für eine tonische Innervation der letzteren sprechen.

Reflektorisch kann das Centrum angeregt werden durch Reizung der centralen Stümpfe vieler sensibler Nerven (*Grossmann*[129]).

284. Das Centrum der Vasomotoren.[130]

Das vasomotorische Centrum.

Das dominierende Centrum, welches die sämtlichen Muskeln des Arteriensystems mit motorischen Nerven (Vasomotoren, Vasoconstrictoren; *Cl. Bernard*[131] 1851) versorgt, hat in der Medulla oblongata an einer, zum Teil an großen Ganglienzellen reichen Stelle seinen Sitz (*C. Ludwig u. Thiry*[132], 1864). Reizung dieses Centrums bewirkt Verengerung aller Arterien und infolge davon Steigerung des arteriellen Blutdruckes, wobei die Venen und das Herz anschwellen; — Lähmung des Centrums erschlafft und erweitert alle Arterien unter enormer Abnahme des Blutdruckes. Unter normalen Verhältnissen ist das vasomotorische Centrum im Zustande einer mittleren tonischen Erregung.

Das Vasomotorencentrum reicht (3 *mm* lang und $1^1/_2$ *mm* breit beim Kaninchen) von der Gegend des oberen Teiles der Rautengrube bis gegen 4—5 *mm* oberhalb des Calamus scriptorius. Jede Körperhälfte hat ihr Centrum, das $2^1/_2$ *mm* von der Mittellinie in dem

Teile der Oblongata jederseits belegen ist, welcher die Verlängerung der Seitenstränge des Rückenmarks darstellt [unterer Teil der oberen Olive] (*C. Ludwig, Owsjannikow*[133] u. *Dittmar*[134]).

Verlauf der Vasomotoren.

Verlauf der Vasomotoren (vgl. *Langley*[135]). — Vom Centrum in der Medulla oblongata steigen die vasomotorischen Bahnen im Seitenstrange des Rückenmarks abwärts (pag. 665) (daher verengt Reizung des unteren Endes des durchschnittenen Markes die abwärts von der Durchschneidungsstelle versorgten Gefäße) und setzen sich mit den spinalen Vasomotorencentren (pag. 660, 685) in der grauen Substanz des Rückenmarks in Verbindung. Durch die vorderen Wurzeln der Spinalnerven, und zwar vom 1. Dorsalnerven bis 4. Lumbalnerven, treten sie hervor (pag. 638) als präganglionäre Fasern (pag. 639) und durch die Rami viscerales in den Grenzstrang des Sympathicus. Hier sind dann Ganglienzellen in den Verlauf eingeschaltet; die postganglionären Fasern verlaufen entweder direkt zu den Gefäßgeflechten oder durch andere Rami viscerales in die Stämme von Cerebral- oder Spinalnerven und mit diesen zu den betreffenden Gefäßen.

Vasomotoren für den Kopf,

Die Vasomotoren für den Kopf verlassen das Rückenmark bei Katze und Hund im 1.—5., beim Kaninchen im 2.—8. Dorsalnerven, sie gehen im Halssympathicus nach oben, in ihren Verlauf sind die Zellen des oberen Cervicalganglions (bei wenigen die des Ganglion stellatum) eingeschaltet. Die postganglionären Fasern verlaufen: zu den Gefäßen der Retina durch den Trigeminus (pag. 613), zur Zunge im Hypoglossus (pag. 633), zur Glandula submaxillaris mit den Gefäßen (§ 98), zum Ohr teils mit den Gefäßen, teils auch durch die oberen Cervicalnerven und den N. auricularis. Die Frage, ob auch die Hirngefäße Vasomotoren erhalten, ist von verschiedenen Untersuchern im entgegengesetzten Sinne beantwortet worden. Nach *Bayliss* u. *Hill*[136], *Hill* u. *Macleod*[137] steht die Hirncirculation in rein passiver Abhängigkeit von den Schwankungen des Blutdrucks im großen Kreislauf; dem gegenüber treten *Hürthle*[138], *Biedl* u. *Reiner*[139], *Jensen*[140], *O. Müller* u. *Siebeck*[141] für das Vorhandensein echter Vasomotoren an den Hirngefäßen ein. — Die ältere Angabe, daß ein Teil der Vasomotoren des Kopfgebietes direkt aus dem Centrum in der Medulla oblongata in Hirnnerven übergehe, also ohne Vermittlung des Sympathicus, ist irrtümlich.

die Extremitäten,

Die Vasomotoren für die Oberextremitäten verlaufen durch die vorderen Wurzeln der 4.—10. Dorsalnerven, von da durch den Grenzstrang zum ersten Brustganglion und von hier zum Plexus brachialis oder direkt zu den Gefäßen. Die Vasomotoren für die Rumpfhaut stammen aus dem 4. Dorsal- bis 4. Lumbalnerven, eingeschaltet sind die Ganglien des Sympathicus. Die Vasomotoren für die unteren Extremitäten kommen aus dem 11. Dorsal- bis 3. Lumbalnerven, endigen an den Ganglienzellen des 6.—7. Lumbal- und 1.—2. Sakralganglions und treten von hier zu den Stämmen des Plexus lumbalis und sacralis.

die Eingeweide.

Das Vorhandensein von Vasomotoren an den Gefäßen der Lunge ist wahrscheinlich, doch ist ihre Wirkung nur schwach (*Bradford* u. *Dean*[142]). *Brodie* u. *Dixon*[143] bestreiten die Existenz von Lungenvasomotoren. Nach *Weber*[144] sind Gefäßnerven für die Lunge sicher vorhanden, doch verlaufen sie nicht im Vagus. — Über die Vasomotoren des Herzens vgl. § 46. — Die Vasomotoren für die Baucheingeweide entspringen aus dem 3. Dorsal- bis 3. Lumbalnerven und gehen in dem N. splanchnicus major und minor (dem bedeutendsten aller Vasomotoren) zu dem Ganglion coeliacum und mesentericum sup., wo Ganglienzellen in den Verlauf eingeschaltet sind. — Über die Vasomotoren der Niere vgl. § 177. — Die Vasomotoren für die Beckeneingeweide kommen aus dem 3.—5. Lumbarnerven und verlaufen zum Gangl. mesentericum inf., dessen Ganglienzellen hier eingeschaltet sind, weiter durch den N. hypogastricus.

Ähnlich wie das Atem- und Herzhemmungscentrum kann das Vasomotorencentrum direkt — und reflektorisch erregt werden.

Direkte Reizung des Centrums.

I. Direkte Erregung des Centrums. — Von hervorragender Wirkung ist der Gasgehalt des die Medulla oblongata durchströmenden Blutes. Im Zustande der Apnoe scheint sich das Centrum in geringster Erregung zu befinden, da der Blutdruck sehr niedrig ist. — Bei der unter normalen Verhältnissen herrschenden Blutmischung ist das Centrum mittelstark erregt: hierbei gehen parallel den Atembewegungen Schwankungen in der Erregung des Centrums einher [*Traube-Hering*sche Schwankungen, pag. 151]. — Bei stärkerer Venosität der Blutmischung (durch Ersticken oder Einblasen von CO_2-reicher Luft) wird das Centrum stärker erregt, so daß sich nun alle Arterien unter starker Blutdruckzunahme zusammenziehen und das Venensystem und das Herz von Blut

strotzt und anschwillt; hierbei ist die Stromgeschwindigkeit des Blutes erhöht (*Heidenhain*[145]). Denselben Erfolg hat auch plötzliche Anämie der Oblongata durch Unterbindung beider Carotiden und Subclavien (*Nawalichin*[146], *Sigm. Mayer*[147]) und ebenso auch plötzliche Stagnation des Blutes bei venöser Hyperämie (*Landois*[51]). — Nach *Mathison*[148] wirkt sowohl Sauerstoffmangel, als Kohlensäureüberschuß erregend auf das Vasomotorencentrum, ebenso auch intravenöse Injektion von schwachen organischen Säuren (Milchsäure).

Leersein der Arterien nach dem Tode.

Die jedesmal nach dem Tode sich einstellende Venosität des Blutes ruft ganz konstant eine energische Erregung des Vasomotorencentrums hervor, infolge deren sich die Arterien zusammenziehen. Da hierdurch das Blut den Capillaren und Venen zugeführt wird, so erklärt sich das „Leersein der Arterien nach dem Tode", welches schon den Alten bekannt war.

Wirkung auf Blutungen.

Hierauf beruht es auch, daß, wie *Landois* gefunden hat, Blutungen aus großen Wunden viel ergiebiger fließen, wenn das vasomotorische Centrum erhalten, als wenn es vorher zerstört worden ist (Frosch). — Da psychische Erregungen einen entsprechenden Einfluß auf das Vasomotorencentrum haben, so erklärt sich der Einfluß psychischer Erregungen (Besprechen u. dgl.) auf die Sistierung von Blutungen. — Ist die Blutung hochgradig, so kann auch die anämische Reizung der Oblongata schließlich konstringierend auf die bluten den Arterien wirken. So ist die den Chirurgen wohlbekannte Erscheinung zu erklären, daß gefahrvolle Blutungen oft stehen, sobald anämische Ohnmacht eintritt. — Beim Frosch wird nach Unterbindung des Herzens schließlich alles Blut in die Venen getrieben, und zwar ebenfalls durch anämische Reizung der Oblongata (*Goltz*[149]).

Wirkung der Gifte.

Unter den **Giften** — reizt direkt Strychnin das Centrum (selbst bei curarisierten Hunden), ähnlich wirkt Nicotin und Calabar.

Direkte elektrische Reizung bei Tieren.

Bei Tieren, bei denen man das Centrum direkt elektrisch reizte, fand sich, daß einzelne, mäßig starke Induktionsstöße erst dann wirksam werden, wenn 2—3 Reize in einer Sekunde erfolgen. Es „summieren" sich die Wirkungen der Einzelreize somit. Das Maximum der gefäßverengernden Wirkung (die sich am Maximum des Blutdruckes zu erkennen gibt) wird erreicht durch 10—12 starke, oder durch 20—25 mäßig starke Schläge in 1 Sekunde (*Kronecker* u. *Nicolaides*[150]).

Reflektorische Erregung des vasomotorischen Centrums.

II. Reflektorische Erregung des Centrums. — Es gibt innerhalb der verschiedensten centripetal verlaufenden Nerven Fasern, welche gereizt auf das vasomotorische Centrum einwirken. Und zwar gibt es solche Fasern, welche das Centrum anregen, die also stärkere Contraction der Arterien und damit erhöhten Blutdruck bewirken: „pressorische Nerven" — und umgekehrt solche Fasern, deren Reizung reflektorisch das Vasomotorencentrum in seiner Erregbarkeit herabsetzt, hemmende Nerven des Centrums: „depressorische Nerven".

Pressorische Wirkung.

Pressorische Fasern — verlaufen im N. laryngeus superior und inferior (§ 268. 4), ferner im Trigeminus, der bei direkter Reizung pressorisch wirkt, sowie auch bei Einblasung reizender Dämpfe in die Nase (*Hering u. Kratschmer*[106]). Im Halssympathicus entdeckten *Aubert* u. *Roever*[107] pressorische Fasern; *S. Mayer* u. *Přibram*[110] sahen mechanische Reizung des Magens, namentlich der Serosa, pressorisch wirken; *Malschin*[82] fand pressorische Wirkung bei Reizung des centralen Endes des Phrenicus, *Pagano*[151] bei chemischer und mechanischer (durch Injektionsdehnung) Reizung der Intima vieler Arterien. Es soll sogar bei Reizung eines jeden beliebigen sensiblen Nerven zuerst pressorische Wirkung zu beobachten sein (*Lovén*[152]).

So sah auch *O. Naumann*[153] nach schwachen elektrischen Hautreizen zuerst pressorische Wirkung, nämlich Verengerung der Gefäße des Mesenteriums, der Lungen und der Schwimmhaut unter gleichzeitiger Anregung der Herztätigkeit und unter Beschleunigung des Kreislaufes (Frosch); starke Reize hatten jedoch den entgegengesetzten, also depressorischen Effekt bei gleichzeitiger Herabsetzung der Herztätigkeit. *Grützner* u. *Heidenhain*[154] fanden allein schon durch Berührung der Haut pressorische Wirkung, starke Schmerzen ver-

ursachende Eingriffe waren wirkungslos. Auch durch cutane Applikation von Wärme und Kälte läßt sich auf dem Wege des Reflexes ähnlich eine Veränderung im Lumen der Gefäße und in der Herztätigkeit erzielen (*Wintermitz*[155]). — Die Zeit für den Reflex auf die Gefäße beträgt 3—5 Sekunden (*Patrizi*[156]).

Die pressorisch wirkenden Fasern treten durch die hinteren Wurzeln in das Rückenmark ein, sie verlaufen weiterhin im Seitenstrange aufwärts und erleiden eine unvollkommene Kreuzung (*Miescher*[157], *Sherrington*[158]).

Depressorische Wirkung.

Depressorische Fasern — enthalten viele Nerven. Besonders erwähnt ist schon der N. depressor des Vagus (§ 268. 5). Auch der Stamm des Vagus unterhalb des letzteren enthält depressorische Fasern, sowie auch dessen Lungenfasern (Hund). Letztere wirken auch bei starker exspiratorischer Pressung depressorisch; in Uebereinstimmung hiermit zeigte *Hering*[111], daß starkes Aufblasen der Lungen (bei 50 *mm* Hg Druck) den Blutdruck sinken macht [und den Herzschlag beschleunigt (§ 282. II)]. Reizung sensibler Nerven, zumal wenn diese intensiver und anhaltender ist, hat Erweiterung der Gefäße in den von ihnen innervierten Bezirken zur Folge (*Lovén*[152]). Auch Reizung der Muskelnerven durch Druck wirkt depressorisch (*Kleen*[159]). Nach *Latschenberger* u. *Deahna*[160] liegen in allen sensiblen Nerven neben pressorischen zugleich auch depressorische Fasern.

Einfluß des Gehirns auf die Gefäßnerven.

III. Endlich hat zweifellos das Großhirn — einen Einfluß auf das vasomotorische Centrum, wie das plötzliche Erblassen der äußeren Bedeckungen bei psychischen Erregungen (Schreck, Angst) zeigt. *Eulenburg* u. *Landois*[161] fanden in der grauen Rinde des Großhirns am Sulcus cruciatus beim Hunde (siehe § 290) eine umschriebene Stelle, deren Reizung Abkühlung, deren Zerstörung Erwärmung der kontralateralen Extremitäten zur Folge hat. Von dieser Stelle werden also Fasern zum Centrum in der Oblongata hin verlaufen, welche dasselbe entweder zur verstärkten oder zur schwächeren Tätigkeit bringen. So erklärt es sich auch, daß Reizung beider Pedunculi cerebri alle Gefäße zur Contraction bringt.

Untergeordnete Vasomotorencentra des Rückenmarks.

Spinale und periphere Vasomotorencentra. — Außer dem in der Oblongata gelegenen, dominierenden Vasomotorencentrum sind die Gefäße noch untergeordneten Centren im Grau des Rückenmarks und in der Wand der Gefäße selbst unterworfen. Wird einem Tiere das Rückenmark durchtrennt, so erweitern sich zunächst (infolge der Trennung der Vasomotoren von der Oblongata) alle abwärts versorgten Gefäße paralytisch. Bleibt das Tier am Leben, so erlangen jedoch nach einigen Tagen die Gefäße wieder ihr früheres Kaliber, und die Bewegungen ihrer Muskelwände werden nunmehr geleitet von den in dem unteren Rückenmarksende liegenden vasomotorischen untergeordneten Centren (*Goltz*[149]) (§ 277. 7).

Die untergeordneten Rückenmarkscentren lassen sich durch dyspnoetische Blutmischung direkt reizen (*Ustimowitsch*[162], *Konow* u. *Stenbeck*[163], *Landergren*[164]). Auch reflektorische Anregung ist möglich: nach Zerstörung des verlängerten Markes verengern sich die Schwimmhautarterien auf Reizung der sensiblen Nerven des anderen Hinterbeins (*Nussbaum*[165]).

Die peripheren Centra der Vasomotoren in den Gefäßganglien.

Wird nach der Durchschneidung nunmehr das untere Rückenmarksende exstirpiert, so erweitern sich durch Vernichtung der subordinierten Centra abermals die Gefäße paralytisch. — Aber auch jetzt weicht bei dem überlebenden Tiere allmählich die Erweiterung wieder einer normalen Verengerung (pag. 660); nunmehr wird die vasomotorische Innervation der Gefäßwand geleitet von den überall an derselben zerstreut angetroffenen Ganglien. Letztere vermögen also auch für sich allein noch die Bewe-

gungen der Gefäßwand zu unterhalten. — Immerhin scheinen jedoch die Gefäßwände nach dieser Reihe von Eingriffen nicht wieder die vollendete Beweglichkeit und Reaktionsfähigkeit zu erlangen, die sie unter normalen Verhältnissen besitzen.

Direkte Gefäßreizung.

Durch die Vermittlung der peripheren Gefäßganglien scheinen auch die Bewegungen der Gefäße zustande zu kommen, welche bei Anwendung direkter mechanischer, thermischer, chemischer und elektrischer Reize auf die Gefäße sich zeigen, und zwar bringen Kälte und mäßige elektrische Reizungen Verengerungen hervor, umgekehrt die Wärme und starke mechanische oder elektrische Reize (die letzteren beiden wohl nach kurz vorhergegangener Verengerung) Erweiterung. Zum Teil mögen diese Wirkungen aber auch reflektorisch durch Vermittelung der centralen Apparate bedingt sein.

Erwärmung des Armes bis 43° C erzeugt Erschlaffung der Gefäße, Abkühlung auf 10—20° C Verengerung. Jähe Wärmeänderungen contrahieren vorübergehend stets die Gefäße (auch die des anderen Armes) (*Amitin*[166]).

Wirkung der Gifte.

Endlich sei noch erwähnt, daß manche **Gifte** — die Vasomotoren vornehmlich erregen, wie: die Digitalisgruppe, Nicotin, Piperidin (*Pick*[167]), Ergotin, Gerbsäure, Copaivabalsam und Cubeben (vgl. die starke Verengerung der Gefäße und dadurch bedingte Blutdrucksteigerung durch Adrenalin pag. 432), — andere sie erst erregen, dann lähmen, wie Chloralhydrat, Chloroform, Äther (*Pick*[167]), Morphium, Laudanosin, Veratrin, Calabar, Alkohol, — andere sie schnell lähmen, wie Amylnitrit, CO (§ 21), Atropin (*Surminsky*[168]), Muscarin (*Klug* u. *Fr. Högyes*[169]). Pepton erweitert mächtig die Adern der Baucheingeweide, namentlich der Leber (*Thompson*[170]).

Jede Verminderung des Blutstroms in einem Körperteil, welche bewirkt, daß dieser nicht genügend mit frischem Blute gespeist wird, setzt die Widerstände für den arteriellen Blutstrom in diesem Körperteile ganz gewaltig herab. Am stärksten zeigt sich die Herabsetzung der Widerstände, wenn der Blutstrom vorübergehend ganz unterbrochen und dann wieder freigegeben wird, nämlich in Form einer gewaltigen Hyperämie. Diese Widerstandsherabsetzung ist keine Lähmung der Gefäße im gewöhnlichen Sinne. Denn gegen stark verbrauchtes venöses Blut tritt sie nicht ein. Im Gegenteil, dieses reizt sogar Arterien und Capillaren zu Zusammenziehungen, welche das verbrauchte Blut in die Venen befördern (*Bier*[171]).

Im intakten Körper beobachtet man in den Arterienzweigen (Ohrarterien der Kaninchen, in der Flughaut der Flattertiere, der Schwimmhaut der Frösche) langsam abwechselnde Verengerungen und Erweiterungen ohne einen gleichmäßigen Rhythmus (*Schiff*[172]). Diese Schwankungen des Tonus verschwinden zunächst nach der Durchschneidung der Vasomotoren, kehren aber nach einiger Zeit wieder. Sie sind daher peripherisch bedingt (*O. B. Meyer*[173] beobachtete auch an ausgeschnittenen Gefäßstreifen, die in defibriniertes Blut oder Serum versenkt waren, periodische Verkürzungen und Verlängerungen), stehen aber gleichwohl auch in einer gewissen Abhängigkeit vom Centralnervensystem: nach Strychninvergiftung sind sie enorm verstärkt (*Huizinga*[174]).

Einfluß der Vasomotoren auf die Temperatur:

Von großer Bedeutung ist der Einfluß der vasomotorischen Nerven auf die Temperatur, — und zwar sowohl beschränkter Körperteile als auch des gesamten Leibes.

Lokale Einwirkung.

1. Lokale Wirkungen. — Durchschneidung eines peripheren vasomotorischen Nerven, z. B. des N. sympathicus cervicalis, erweitert die betreffende, von ihm versorgte Gefäßprovinz (da durch den intraarteriellen Druck die gelähmten Gefäßwände leicht gedehnt werden). Hierdurch tritt sofort eine größere Menge arteriellen Blutes in dieses Gebiet ein, wodurch eine Injektionsrötung entsteht und zugleich auch an Teilen, welche leicht abkühlen (wie das Ohr und die Gesichtshaut), eine erhöhte Tem-

peratur. Durch die Wände der zugehörigen Capillaren findet vermehrte Transsudation statt. Innerhalb der erweiterten Gefäße ist natürlich die Geschwindigkeit des Blutstromes herabgesetzt, der Blutdruck erhöht; ferner fühlt man in ihnen, weil ihr Lumen weiter geworden ist, auch leichter den Pulsschlag. Bei der Vergrößerung des Blutstromes kann das Blut hellrot in die Venen übertreten und selbst der Pulsschlag kann sich bis in die Venen fortsetzen. — Jede Reizung eines peripheren vasomotorischen Nerven hat die entgegengesetzten Erscheinungen, namentlich also Erblassen, verminderte Transsudation und Temperaturerniedrigung in den äußeren Bedeckungen zur Folge. Kleinere Arterien verengern sich bis zum völligen Verschwinden ihres Lumens. Anhaltende Reizung bedingt schließlich Erschöpfung des Nerven und ruft damit zugleich die Zeichen der Lähmung der Gefäßwand hervor.

Sekundäre Folgen.

Die angegebenen Erscheinungen nach Lähmung vasomotorischer Nerven bleiben jedoch für die Folge nicht unverändert bestehen. Die Lähmung der Gefäßmuskeln muß offenbar Stauungen der Blutbewegung zur Folge haben, da ihnen ein wichtiger Faktor an der normalen Fortbewegung des Blutes in den Gefäßen zukommt. Die langsamere Blutbewegung bringt es mit sich, daß die von der Luft berührten Teile sich leichter abkühlen. So kann sich nach Durchschneidung der Vasomotoren an ein erstes Stadium, die Temperaturerhöhung, ein zweites Stadium, die Temperaturerniedrigung, anschließen. Bei Kaninchen, denen ein Halssympathicus ausgerottet worden ist, ist nach einigen Wochen regelmäßig das Ohr der intakten Seite wärmer, besonders wenn die Tiere erregt sind. — Sind, wie z. B. in gelähmten Extremitäten des Menschen, neben den Vasomotoren auch noch die Muskelnerven gelähmt, so wird die Extremität im Verlaufe auch noch deshalb kühler, weil die gelähmten Muskeln keine Wärme bei der Contraction mehr erzeugen können (§ 223), ferner weil die Erweiterung der Muskelgefäße, welche bei der Contraction der Muskeln jedesmal eintritt, wegfällt. Tritt endlich die Atrophie der gelähmten Muskeln ein, so werden auch die Gefäße in ihnen verkleinert. So erklärt es sich leicht, daß gelähmte Extremitäten beim Menschen in der Regel im weiteren Verlaufe sich kühl anfühlen. Primär ist aber auch hier eine erhöhte Temperatur vorhanden.

Temperatur gelähmter Glieder.

Werden durch denselben Eingriff zu gleicher Zeit umfangreiche Gebiete der Haut vasomotorisch gelähmt (wie z. B. an der unteren Körperhälfte nach Durchtrennung des Dorsalmarks), so wird von den erweiterten Gefäßen soviel Wärme abgegeben, daß entweder eine Erwärmung an der Haut nur kurze Zeit und in geringem Grade, oder daß sogar sofort eine Abkühlung beobachtet wird.

Einfluß der Vasomotoren auf die Temperatur des Gesamtkörpers.

2. Wirkungen auf die Temperatur des Gesamtkörpers. — Reizungen oder Lähmungen von Gefäßnerven innerhalb kleiner Gebiete haben auf die Temperatur des gesamten Körpers so gut wie keinen Einfluß. Werden jedoch in umfangreichen Gebieten der Haut die Gefäße durch Lähmung ihrer Vasomotoren plötzlich erweitert, so sinkt die Temperatur des gesamten Körpers, und zwar deshalb, weil von den erweiterten Gefäßen viel mehr Wärme abgegeben wird als unter normalen Verhältnissen. Dies ist z. B. der Fall bei allen hohen Rückenmarksabtrennungen. Auch Einatmung von 2—3 Tropfen Amylnitrit bewirkt beim Menschen infolge der hierdurch eintretenden Gefäßerweiterung der Haut einen Abfall der Körpertemperatur. — Im entgegengesetzten Falle, der Reizung umfangreicher Gebiete, erhöht sich die Körpertemperatur, weil die verengerten Gefäße weniger Wärme abgeben. So erklärt sich zum Teil auch die Steigerung der Körpertemperatur im Fieber.

Einwirkung der Vasomotoren auf die Herzaktion.

Auch die Herztätigkeit, d. h. die Zahl und Energie der Herzcontractionen, wird bedeutend beeinflußt von dem Erregungszustande der vasomotorischen Nerven. Sind letztere in größeren Gebieten gelähmt, so erweitern sich die muskelhaltigen Blutbahnen, und das Blut selbst wird

dem Herzen nicht in gewohnter Schnelligkeit und Reichlichkeit zufließen, da ja der Druck, unter welchem dasselbe fließt, ein bedeutend geringerer geworden ist. Die Folge davon ist, daß das Herz äußerst kleine, langsame und mühsame Contractionen vollführt, einem teilweise lahmgelegten Pumpwerke ähnlich, dem nicht hinreichend Stoff zur Weiterbeförderung zufließt (*Goltz*[149]). — Umgekehrt bewirkt bei Reizung der Vasomotoren der gesteigerte Blutdruck als mechanischer Reiz der Herzwandung eine nach einiger Zeit eintretende gesteigerte Herzaktion nach Zahl und Stärke der Contractionen. Hierdurch erhält der Kreislauf, der schon durch die Drucksteigerung im arteriellen Gebiete infolge der Arterienverengerung beschleunigt war, vermehrte Beschleunigung (*Heidenhain*[145]).

Innere Verblutung nach Splanchnicusdurchschneidung.

Das weitaus umfangreichste Gebiet der Gefäßbahnen beherrscht der N. splanchnicus, da er die mächtigen Stämme aller Unterleibsarterien innerviert (pag. 238). Reizung desselben hat daher bedeutende Steigerung des Blutdrucks zur Folge. Umgekehrt findet bei Lähmung desselben eine so große Blutstauung in den erweiterten Abdominalgefäßen statt, daß alle übrigen Körperteile hierdurch anämisch werden, und daß sogar der Tod, gewissermaßen infolge einer „intravaskulären Verblutung", eintreten kann (*C. Ludwig* u. *Cyon*[175]).

Über den Einfluß der Vasomotoren auf die Harnsekretion s. § 177. — Über trophische Störungen nach Durchschneidung von Vasomotoren s. pag. 641.

Venennerven.

Auch die Venen — werden von Gefäßnerven beherrscht, z. B. die Kaninchen-Ohrvenen vom Halssympathicus, ferner die Pfortader vom Splanchnicus (*Mall*[176]), die Hinterbeinvenen vom Ischiadicus (*Thompson*[177]). Im großen und ganzen verlaufen hier die Venomotoren wie die Arteriomotoren und die Schweißfasern (*Bancroft*[178]). *R. F. Fuchs*[179] bestreitet dagegen auf Grund seiner Versuche das Vorhandensein von Venomotoren. — Über die Bewegungen der Capillaren vgl. pag. 131.

Die pulsierenden Venen — in der Flughaut der Fledermäuse setzen nach Durchschneidung aller Nerven ihre Bewegungen fort (*Schiff*[180], *Luchsinger*[181]).

Lymphgefäßnerven.

Über die Abhängigkeit der Lymphgefäße — von den Nerven ist wenig bekannt. *Camus* u. *Gley*[182] sahen auf Reizung des peripheren Splanchnicusendes die Cisterna chyli sich meist erweitern; andere Sympathicusfasern erzeugten Contraction des Ductus thoracicus und der Cisterna, ebenso wirkte auch Atemsuspension. Reizung des Bruststranges des Sympathicus hat Erweiterung oder Verengerung des Ductus thoracicus zur Folge; die constrictorischen Fasern ermüden aber eher.

Angioneurosen der Haut.

Pathologisches: — Störungen im Bereiche der vasomotorischen Nerven werden als Angioneurosen (*Landois* u. *Eulenburg*[183]) bezeichnet; man kann, je nachdem es sich um Reizung oder Lähmung der Vasomotoren handelt, Angiospasmen und Angioparalysen unterscheiden. Derartige Störungen in verschiedenen Formen kommen hauptsächlich bei hysterischen und neurasthenischen Personen vor; es kann dabei auch zu umschriebenem Hautödem, sogar zu intermittierenden Gelenkergüssen kommen. — Als Erythromelalgie bezeichnete *Weir-Mitchell* (1872) eine Angioneurose, bei welcher an der Peripherie der Extremitäten anfallsweise Rötung und Schwellung der Haut, meist verbunden mit Schmerzen, mitunter auch trophische und sekretorische Störungen auftreten. Andauernde starke Erregungen der Vasomotoren können zu Unterbrechungen der Circulation führen und dadurch selbst Brand der befallenen Teile hervorrufen: z. B. bei der symmetrischen Gangrän oder *Raynaud*schen Krankheit.

Hemicranie.

Zu den Angioneurosen circumscripter Gebiete gehört der einseitige Krampf der Carotidenzweige am Kopfe, der mit hochgradigem Kopfschmerze einhergeht: die Hemicrania sympathico-tonica. — Hier ist der Halssympathicus intensiv gereizt: bleiche, verfallene, kühle Gesichtshälfte, strangartige Contraction der A. temporalis, Erweiterung der Pupille, Entleerung zähen Speichels sind die Symptome. Auf der Höhe des Anfalles können sich als Ausdruck der Lähmung des Sympathicus die entgegengesetzten Symptome zeigen.

Angina pectoris vasomotoria.

Als Angina pectoris vasomotoria — hat *Landois*[184] (1866) eine anfallsweise auftretende Affektion entweder der gesamten oder doch zahlreicher Gefäßnerven beschrieben und benannt. Infolge einer intensiven Erregung ziehen sich die Gefäße zusammen, die Ar-

terien sind hart und dünn, die Haut zumal an Händen und Füßen erblaßt und ist kalt, zugleich unter Kribbeln und Prickeln in den Fingerspitzen. Der durch die Gefäßcontraction gesteigerte Blutdruck bewirkt enorme Pulsbeschleunigung; dabei zeigt sich das Gefühl der Oppression, des Schwindels, der Angst, des Erlöschens der Lebensfunktionen und selbst schmerzhaften Herzklopfens.

285. Das Centrum der Vasodilatatoren.

Die Lage des Centrums ist unermittelt.

Wenngleich ein Centrum der vasodilatatorischen oder gefäßerschlaffenden Nerven noch nicht sicher nachgewiesen ist, so kann dennoch die Existenz eines solchen in der Oblongata mit einiger Wahrscheinlichkeit vermutet werden. Es würde also dem Vasomotorencentrum antagonistisch entgegenstehen. Das Centrum ist jedenfalls nicht in dauernder (tonischer) Erregung. Die vasodilatatorischen Nerven verhalten sich in ihren Funktionen ähnlich dem Herzvagus, beide bewirken also gereizt Erschlaffung im Zustande der Ruhe (*Cl. Bernard*[185]). Man kann die Nerven daher auch als „Gefäßhemmungsnerven" bezeichnen.

Verlauf der vasodilatatorischen Nerven.

Verlauf der Vasodilatatoren: — Zu einigen Organen verlaufen dieselben als besondere Nerven, zu anderen Körperteilen treten sie jedoch gemischt mit Vasomotoren und anderen Nerven. Die Regio buccofacialis (Haut und Schleimhaut von Wangen, Lippen, hartem Gaumen und Eingang der Nasenhöhle) erhält die Dilatatoren durch den Trigeminus (*Jolyet* u. *Laffont*[186]). Die Fasern treten nach *Dastre* u. *Morat*[187] durch die vorderen Wurzeln des 2.—5. Dorsalnerven (Hund) und gehen durch die Rami viscerales (Schenkel der Ansa Vieussenii) in den Grenzstrang, dann zum Ggl. cervicale supremum und endlich von hier durch den Plexus caroticus zum Ggl. Gasseri des Trigeminus (*Morat*[188]). — Die Retina erhält die Nerven durch Sympathicus und Trigeminus (*Doyon*[189]), — das Ohr aus dem 1. Brust- und untersten Cervicalganglion, — das Herz durch den Sympathicus und wenige durch den Vagus (vgl. § 46). — Die Vasodilatatoren für die obere Extremität (Hund) verlaufen durch die hinteren (!) Wurzeln des 6.—8. Cervical- und des 1. Brustnerven (vielleicht zum kleinen Teil auch des 5. Cervicalnerven), — für die untere Extremität (Hund) durch die hinteren (!) Wurzeln des 5.—7. Lumbal- und des 1. Sacralnerven; das trophische Centrum dieser Nerven ist das Spinalganglion; sie gehen nicht durch den Sympathicus (*Bayliss*[190]). (Vgl. § 271, Schluß.) — Zur Glandula submaxillaris und sublingualis verlaufen die Gefäßerweiterer in der Chorda tympani, ebenso für die vordere Zungenpartie (§ 265. 5; *Vulpian*[191]), für den hinteren Teil der Zunge führt sie der Glossopharyngeus (*Vulpian*[191]), — für die Schilddrüsen die Laryngei vagi (*v. Cyon*[192]), — für die Leber (*Cavazzani* u. *Manca*[193]) und für das Pankreas der Vagus (*François Franck* u. *Hallion*[194]), — für den Dünndarm der Splanchnicus (*Bunch*[195]). — Die Vasodilatatoren für den Penis, deren Reizung Erektion bewirkt, verlaufen (getrennt von den Constrictoren) durch die vorderen Wurzeln des 1.—3. (Hund, Katze), 2.—4. (Kaninchen) Sacralnerven in den N. erigens (*Eckhard*[196]). — Die Muskeln erhalten die erweiternden Fasern ihrer Gefäße durch die Stämme der motorischen Nerven; werden die Muskelnerven oder das Rückenmark gereizt, so erweitern sich während der Contraction der Muskelfasern die Lumina der Gefäße [§ 215, II].

Unterschiede im Verhalten der Vasomotoren und -dilatatoren.

Goltz[197] zeigte (1874), daß in den Extremitätenstämmen, z. B. im Ischiadicus, nebeneinander Vasomotoren und Vasodilatatoren liegen. Wird dieser Nerv nach der Durchschneidung sofort peripherisch gereizt, so überwiegt die Wirkung der Vasomotoren. Reizt man aber den peripheren Stumpf nach 4—6 Tagen (innerhalb derer die Vasomotoren ihre Erregbarkeit verloren haben), so erweitern sich die Gefäße durch die nunmehr alleinige Wirkung der Gefäßerweiterer. Reize, welche in längeren Zwischenräumen den Nerven treffen, reizen vornehmlich die Gefäßerweiterer; tetanisierende Reize jedoch erregen die Vasoconstrictoren. Die Latenzperiode der Vasodilatatoren ist länger; auch sind sie leichter erschöpfbar als die Motoren (*Bowditch* u. *Warren*[198]). — Abkühlung (§ 244. 3) wirkt weniger herabsetzend auf die Erregbarkeit der Vasodilatatoren als der Vasomotoren (*Howell, Budgett* u. *Leonhard*[199]). Höhere Temperaturgrade (bis 50° C) direkt auf die Nerven gebracht, reizen die Vasodilatatoren anhaltend, ebenso Schließen und Öffnen, sowie dauernde Durchleitung des konstanten Stromes (*Grützner*[200]).

Reflektorische Erregung.

Eine reflektorische Erregung des Centrums kann bei allen depressorischen Wirkungen angenommen werden. Nach *Asher*[201] bewirkt

Reizung des N. depressor nicht nur Hemmung des Vasomotoreneentrums, sondern zugleich auch Erregung des Vasodilatatoreneentrums.

Psychische Einflüsse. Psychische Einflüsse können ebenfalls auf das Vasodilatatorencentrum wirken: so ist die Schamröte (die sich nicht allein auf das Antlitz erstreckt, sondern sich auf die ganze Haut ausdehnt) wahrscheinlich Folge der Erregung des Dilatatorencentrums. Über die Stelle der Großhirnrinde, welche vasodilatatorisch wirkt, siehe § 290.

Subordinierte Spinalcentra. Auch die Vasodilatatoren haben im Rückenmarke „subordinierte Centra" (ähnlich wie die Vasomotoren, pag. 685); z. B. die Fasern der Regio buccolabialis am 2.—5. Brustwirbel. Auf diese kann reflektorisch gewirkt werden durch die Lungenfasern des Vagus, aber auch durch den N. ischiadicus. Nach *Goltz*[197] liegt auch im unteren Rückenmarke ein ähnliches Centrum, auf welches reflektorisch eingewirkt werden kann durch Eingeweidenerven (*Thayer* u. *Pal*[202]).

Reizung der Ansa Vieussenii hat in den durch Facialisausrottung gelähmten Muskeln des Gesichtes pseudomotorische Contractionen zur Folge, ähnlich wie die Reizung der Chorda tympani in der durch Hypoglossussektion gelähmten Zunge (§ 265, 5) (*Rogowicz*[203]).

Das Vasomotoren- und Dilatatorencentrum stellen einen wichtigen Regulator für die Wärmeabgabe durch die Gefäße der Haut dar (§ 200. II). Wahrscheinlich werden sie reflektorisch durch sensible Nerven in Tätigkeit erhalten. Störungen in der Funktion dieser Centra können zu einer abnormen Aufspeicherung der Wärme führen (wie im Fieber, § 205), oder zu abnormer Abkühlung (§ 199. 7).

286. Das Krampfcentrum. — Das Schweißcentrum.

Krampfcentrum. In der Medulla oblongata, und zwar in der Verbindung derselben mit dem Pons, liegt ein Centrum, dessen Reizung allgemeine Konvulsionen hervorruft. Es kann erregt werden durch plötzliche Venosität des Blutes („Erstickungskrämpfe"), ferner durch plötzliche Anämie der Medulla oblongata entweder infolge schneller Verblutung, oder nach momentaner Unterbindung beider Carotiden und Subclavien [„Verblutungs- oder anämische Krämpfe" (*Kussmaul* u. *Tenner*[50])], endlich auch durch plötzliche venöse Stagnation infolge von Constriction der vom Kopfe herkommenden Venen (*Landois*[51], *Hermann* u. *Escher*[52]). In allen diesen Fällen ist die Reizung des Centrums zu suchen in dem plötzlich unterbrochenen normalen Gaswechsel. Wirken diese Momente ganz allmählich ein, so kann der Tod erfolgen, ohne daß es zu Konvulsionen kommt, wie es ja der unterbrochene Gaswechsel beim Eintritt eines jeden ruhigen Todes zeigt. Auch direkte Reizung mittelst aufgetragener chemischer Substanzen (kohlensaures Ammonium, Kalium- und Natriumsalze u. a.) vermag schnell heftige allgemeine Konvulsionen zu erregen (*Landois*[204]). Endlich ist seit alters bekannt, daß intensive direkte mechanische Reizung der Medulla oblongata (z. B. plötzliche Zermalmung derselben) allgemeine Konvulsionen hervorruft. — Bei der Auslösung von allgemeinen Krämpfen durch Erstickung und Anämie kommt aber auch die Erregung der motorischen Centren der Großhirnrinde in Betracht (vgl. § 288).

Nach *Nothnagel*[205] erstreckt sich beim Kaninchen das Krampfcentrum oberhalb der Ala cinerea aufwärts bis an die Vierhügel. Seine Breite begrenzen außen der Locus coeruleus nebst dem Tuberculum acusticum, innen die rundlichen Erhabenheiten.

Zahlreiche **Gifte:** — die meisten Herzgifte, Nicotin, Pikrotoxin, die Ammoniakalien und die Baryumverbindungen töten nach voraufgegangenen Konvulsionen, indem sie reizend auf das Krampfcentrum wirken (*Röber*[206], *Heubel*[207], *Böhm*[208]).

Entstehung epileptischer Krämpfe.

Pathologisches: — Man hat früher die allgemeinen Krämpfe bei Epilepsie mit pathologischen Veränderungen in der Medulla oblongata in Verbindung gebracht. Seitdem aber bekannt geworden ist, daß man durch intensive Reizung der motorischen Rindengebiete des Großhirns (vgl. § 288) epileptiforme Konvulsionen hervorrufen kann, ist die medulläre Theorie der Epilepsie gegenüber der corticalen in den Hintergrund getreten.

Schweißcentrum.

Ein dominierendes Centrum für die Schweißabsonderung — der ganzen Körperoberfläche (§ 188. II), welchem die lokalen Rückenmarkscentra (§ 277. 8) untergeordnet sind, befindet sich in der Medulla oblongata (*Adamkiewicz*[209], *Nawrocki*[210]). Dasselbe ist doppelseitig und in den seltenen Fällen halbseitigen Schwitzens (§ 189. 2) von ungleicher Erregbarkeit.

Calabar, Nicotin, Pikrotoxin (*Luchsinger*[211]), Kampfer, Ammonium acetieum (*Marmé*[212]) wirken direkt auf das Schweißcentrum sekretionserregend. — Muskarin bewirkt lokale Reizung der peripheren Schweißfasern, es ruft also selbst Schwitzen der Hinterpfote hervor nach Ischiadicusdurchschneidung; Atropin hebt die Muskarinwirkung auf (*Ott* u. *Wood Field*[213], *Nawrocki*[214]).

Literatur (§ 279—286).

1. *Niekell:* P. A. **42**, 1888, 547. — 2. *Wilbrand* u. *Sänger:* Die Neurologie des Auges. Wiesbaden 1899. **1**, 28. — 3. *Eekhard:* C. P. **9**, 1895, 353. — 4. *Lerinsohn:* Arch. f. Ophthalm., **59**, 1905, 381. — 5. *Garten:* P. A. **71**, 1898, 477. — 6. *Kohts:* V. A. **60**, 201. — 7. *Onodi:* Wien. klin. Rundschau **16**, 1902, 304. — 8. *Basch:* Prager med. Wochenschrift 1894, Nr. 5. u. 6. — 9. *Economo:* P. A. **91**, 1902, 629. — 10. *Eckhard:* Beitr. z. Anat. u. Physiol. **4**, 1869, 191. — 11. *Loeb:* Beitr. z. Anat. u. Physiol. **5**, 1870, 20. — 12. *Grützner:* P. A. **7**, 1873, 522. — 13. *Marckwald:* Z. B. **25**, 1889, 1. — 14. *Thumas:* V. A. (12) **3**, 1891, 44. — 15. *Karplus* u. *Kreidl:* P. A. **129**, 1909, 138. **135**, 1911, 401. **143**, 1911, 109. — 16. *Steiner:* Die Funktionen des Centralnervensystems u. ihre Phylogenese. Braunschweig 1900. — 17. Zusammenfassende Darstellung: *Boruttau:* E. P. **1**, 2, 1902, 403. **3**, 2, 1904, 89. Nagels Handb. d. Physiol. Braunschweig 1905. **1**, 29. *Schenck:* E. P. **7**, 1908, 65. *Baglioni:* E. P. **9**, 1910, 90. **11**, 1911, 526. — 18. *Winterstein:* P. A. **138**, 1911, 159. — 19. *Legallois:* Expérienees sur le principe de la vie. Paris 1812. — 20. *Flourens:* Reeherches expérimentales sur les propriétés du système nerveux. Paris 1824. 2. Aufl. 1842. C. r. **33**, 1851, 437. **47**, 1858, 803. **48**, 1859, 1136. **54**, 1862, 314. — 21. *Gierke:* P. A. **7**, 1873, 583. — 22. *Mislawsky:* C. m. W. 1885, 465. — 23. *Holm:* V. A. **131**, 1893, 78. — 24. *Gad:* A. P. 1893, 175. — 25. *Marineseu* u. *Gad:* C. r. **115**, 1892, Nr. 12. — 26. *Nicolaides:* A. P. 1905, 465. 1907, 68. — 27. *Langendorff:* A. P. 1880, 518. 1881, 519. 1887, 237. 1888, 283. 1891, 486. 1893, 397. — 28. *Wertheimer:* Journ. de l'anat. et de physiol. **26**, 1886, 488. C. r. soc. biol. 1886, 34. C. r. **102**, 1886. — 29. *Kroneeker:* D. m. W. 1887, Nr. 36 u. 37. — 30. *Marckwald:* Z. B. **23**, 1887, 149. — 31. *Porter* u. *Muhlberg:* A. J. P. **4**, 1900, 334. — 32. *Trendelenburg:* P. A. **133**, 1910, 305. **135**, 1911, 469. — 33. *Christiani:* C. m. W. 1880, 273. A. P. 1880, 295. 1886, 180. Sitz.-Ber. d. Berlin. Akad. 1881 u. 1884. Zur Physiologie d. Gehirns. Berlin 1885. — 34. *Martin* u. *Booker:* J. o. P. **1**, 1878, 370. — 35. *Lewandowsky:* A. P. 1896, 195 u. 483. C. P. **10**. 1896, 601. **13**, 1899, 425. P. A. **73**, 1898, 288. — 36. *Rosenthal:* Hermanns Handbuch d. Physiologie. Leipzig 1882. **4**, 2, 261. — 37. *Ewald:* P. A. **7**, 1873, 575. — 38. *Gad:* A. P. 1880, 28. — 39. *Knoll:* S. W. A. **85**, 1882, 101, 3. Abt. — 40. *Mieseher-Rüseh:* A. P. 1885, 355. — 41. *Nagel:* C. P. **14**, 1901, 552. — 42. *Zuntz:* A. P. 1897, 379. 1905, Suppl., 416. — 43. *Plavec:* P. A. **79**, 1900, 195. — 44. *Haldane* u. *Priestley:* J. o. P. **32**, 1905, 225. — 45. *Mareš:* P. A. **91**, 1902, 529. — 46. *Pflüger:* P. A. **1**, 1868, 61. — 47. *Geppert* u. *Zuntz:* P. A. **42**, 1888, 189. — 48. *Lehmann:* P. A. **42**, 1888, 284. — 49. *Högyes:* A. P. P. **5**, 1876, 86. — 50. *Kussmaul* u. *Tenner:* M. U. **3**, 1857, 1. — 51. *Landois:* C. m. W. 1867, 145. — 52. *Hermann* u. *Eseher:* P. A. **3**, 1870, 3. — 53. *Gad* u. *Holovtschiner:* A. P. 1886, 543. Suppl., 232. — 54. *S. Mayer:* Prager Zeitschr. f. Heilkunde. **4**, 187. — 55. *Fick* u. *Goldstein:* P. A. **5**, 1872, 38. W. V. **2**, 1871, 156. — 56. *Gad* u. *Mertschinsky:* W. V. N. F. **16**, 115. — 57. *Hermann* u. *Grimm:* P. A. **4**, 1871, 205. — 58. *Nikolaides* u. *Dontas:* A. P. 1911, 249. — 59. *Kronecker* u. *Marckwald:* A. P. 1879, 592. — 60. *Laborde:* Arch. d. physiol. norm. et path. 1888, 397. — 61. *Mavrakis* u. *Dontas:* A. P. 1905, 473. — 62. *Rosenthal:* Atembewegungen. Berlin 1862. — 63. *Boruttau:* P. A. **61**, 1895, 39. **65**, 1897, 26. C. P. **10**, 1897, 817. — 64. *Lewandowsky:* A. P. 1896, 195 u. 483. C. P. **10**, 1896, 601. **13**, 1899, 425. P. A. **73**, 1898, 288. — 65. *Hering* u.

Breuer: S. W. A. 58, 1868, 909, 2. Abt. — 66. *Gad:* A. P. 1880, 1. 1893, 175. — 67. *Pflücker:* P. A. **106**, 1905, 372. — 68. *Fröhlich:* P. A. **113**, 1906, 418. — 69. *Schenck:* Sitz.-Ber. d. Ges. f. Naturk. Marburg 1903, Nr. 8, 67. P. A. **100**, 1903, 337. **106**, 1905, 402. — 70. *Ishihara:* P. A. **106**, 1905, 386. — 71. *Dose:* P. A. **123**, 1908, 605. — 72. *Alcock* u. *Seemann:* J. o. P. **32**, 1905, XXX. — 73. *Einthoven:* P. A. **124**, 1908, 246. — 74. *Löwy:* P. A. **42**, 1888, 273. — 75. *Burkart:* P. A. **1**, 1868, 107. — 76. *Langendorff:* A. P. 1881, 519. — 77. *Kratschmer:* S. W. A. **62**, 1870, 147, 2. Abt. — 78. *Marckwald:* Z. B. **23**, 1887, 239. — 79. *Beyer:* A. P. 1901, 261. — 80. *Falck:* A. P. 1884, 455. — 81. *Graham:* P. A. **25**, 1881, 379. — 82. *Malschin:* Physiologiste russe. **1**, 1900, 15. — 83. *Seemann:* P. A. **91**, 1902, 313. — 84. *Marckwald:* Z. B. **25**, 1889, 1. — 85. *Luciani:* Lo Sperimentale. 1879, 30. — 86. *Sokolow* u. *Luchsinger:* P. A. **23**, 1880, 283. — 87. *Siebert:* In.-Diss. Königsberg 1880. — 88. *Langendorff:* A. P. 1881, 241 u. 331. 1891, 494. — 89. *N. Zuntz:* P. A. **14**, 1877, 605. — 90. *Högyes:* P. A. **15**, 1877, 335. — 91. *Gréhant* u. *Quinquaud:* C. r. **96**, 1883, 330. C. r. soc. biol. 1883, 502. — 92. *Ploman:* S. A. **18**, 1906, 57. — 93. *Böhm:* A. P. P. **8**, 1878, 68. — 94. *Prus:* W. k. W. **13**, 1900, 451 u. 483. — 95. *Green:* The Lancet 1906, 22. Dec. — 96. *Laborde:* A. d. P. 1888, 397. — 97. *Soltmann:* Jahrb. f. Kinderheilk. 1877, 101. — 98. *v. Lhota:* P. A. **141**, 1911, 514. — 99. *Landois:* C. m. W. 1865, Nr. 44. — 100. *Verworn:* A. P. 1903, 65. — 101. *Bernstein:* C. m. W. 1863. A. A. P. 1864. — 102. *Biedl* u. *Reiner:* P. A. **73**, 1898, 385. — 103. *Cyon:* P. A. 8, 1874, 340. — 104. *Fredericq:* A. B. **3**, 1882, 55. — 105. *Lovén:* L. B. 1866, 85. — 106. *Kratschmer:* S. W. A. **62**, 2. Abt., 1870, 147. — 107. *Aubert* u. *Roever:* P. A. **1**, 1868, 211. — 108. *Goltz:* Königsberg. med. Jahrb. **3**, 1862, 271. V. A. **26**, 1863, 1. — 109. *Asp:* L. B. 1867, 148. — 110. *S. Mayer* u. *Pribram:* S. W. A. **66**, 3. Abt., 1872. — 111. *Hering:* S. W. A. **46**, 2. Abt., 1871, 333. — 112. *Sommerbrodt:* Z. k. M. **2**, 1881. — 113. *Gaskell:* J. o. P. **3**, 1882, 369. **4**, 1883, 43. — 114. *Pawlow:* A. P. 1887, 498. — 115. *Hofmann:* P. A. **60**, 1895, 139. **72**, 1898, 409. — 116. *Donders:* P. A. **1**, 1868, 331. **5**, 1872, 1. — 117. *Nuël:* P. A. **9**, 1874, 83. — 118. *Czermak:* Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw. 1865, 384. — 119. *Concato:* Schmidts Jahrbücher **146**, 262. — 120. *v. Bezold:* Untersuch. über d. Innerv. d. Herzens. 1863, pag. 191. *Bever* u. *v. Bezold:* Unters. aus d. Würzburg. Labor. Heft 2, 1867, 226. — 121. *M.* u. *E. Cyon:* A. A. P. 1867, 389. — 122. *H. E. Hering:* C. P. **8**, 1894, 75. P. A. **60**, 1895, 429. — 123. *Tarchanoff:* P. A. **35**, 1885, 109 u. 198. — 124. *van de Velde:* P. A. **66**, 1897, 232. — 125. *Schmiedeberg:* L. B. **23**, 1871, 155. — 126. *Baxt:* L. B. **27**, 1875, 299. — 127. *Stewart:* J. o. P. **13**, 1892, 59. — 128. *Stricker* u. *Wagner:* Wien. med. Jahrbücher 1878, 363. — 129. *Grossmann:* Z. k. M. **32**, 1897, 219 u. 501. — 130. Zusammenfassende Darstellung: *Asher:* E. P. **1**, 2, 1902, 346. *Bayliss:* E. P. **5**, 1906, 319. *F. B. Hofmann:* Nagels Handbuch d. Physiologie. Braunschweig 1905. **1**, 287. — 131. *Cl. Bernard:* C. r. soc. biol. 1851, 163. 1852, 169. C. r. **34**, 1852, 472. — 132. *Ludwig* u. *Thiry:* S. W. A. **49**, 1864, 421. — 133. *Owsjannikow:* L. B. **23**, 1871, 135. — 134. *Dittmar:* L. B. **22**, 1870, 28. **25**, 1873, 448. — 135. *Langley:* E. P. **2**, 2, 1903, 818. — 136. *Bayliss* u. *Hill:* J. o. P. **18**, 1895, 334. — 137. *Hill* u. *Macleod:* J. o. P. **26**, 1900, 394. — 138. *Hürthle:* P. A. **44**, 1889, 574. — 139. *Biedl* u. *Reiner:* P. A. **79**, 1900, 158. — 140. *Jensen:* P. A. **103**, 1904, 171, 196. — 141. *O. Müller* u. *Siebeck:* Z. e. P. u. T. **4**, 1907, 57. — 142. *Bradford* u. *Dean:* J. o. P. **16**, 1894, 34. — 143. *Brodie* u. *Dixon:* J. o. P. **30**, 1904, 476. — 144. *Weber:* A. P. 1910, Suppl., 377. — 145. *Heidenhain:* Studien d. physiol. Instit. z. Breslau. **4**, 1868, 87. P. A. **3**, 1870, 504. **4**, 1871, 552. — 146. *Nawalichin:* C. m. W. 1870, 483. — 147. *S. Mayer:* S. W. A. **73**, 3. Abt., 1876, 85. — 148. *Mathison:* J. o. P. **42**, 1911, 283. — 149. *Goltz:* V. A. **29**, 1864, 394. P. A. 8, 1874, 482. **9**, 1874, 174. — 150. *Kronecker* u. *Nicolaides:* A. P. 1883, 27. — 151. *Pagano:* A. i. B. **33**, 1900, 1. — 152. *Lovén:* L. B. 1866, 92. — 153. *O. Naumann:* P. A. **5**, 1872, 196. — 154. *Grützner* u. *Heidenhain:* P. A. **16**, 1878, 47. — 155. *Winternitz:* Die Hydrotherapie auf physiolog. u. klinisch. Grundlage. Wien 1877—1880. — 156. *Patrizi:* Rivista sperimentale di freniatria **23**, 1897, 1. C. P. **11**, 1897, 604. — 157. *Miescher:* Arbeit aus d. physiol. Anstalt z. Leipzig 1870, 172. — 158. *Sherrington:* Brain **9**, 1886, 342. — 159. *Kleen:* S. A. **1**, 1889, 247. — 160. *Latschenberger* u. *Deahna:* P. A. **12**, 1876, 157. — 161. *Landois* u. *Eulenburg:* C. m. W. 1876, 260. V. A. **66**, 489. **68**, 1876, 245. B. k. W. 1876, Nr. 42 u. 43. — 162. *Ustimowitsch:* A. P. 1887, 188. — 163. *Konow* u. *Stenbeck:* S. A. **1**, 1889, 403. — 164. *Landergren:* S. A. **7**, 1897, 1. — 165. *Nussbaum:* P. A. **10**, 1875, 374. — 166. *Amitin:* Z. B. **35**, 1897, 13. — 167. *Pick:* A. P. P. **42**, 1899, 399. — 168. *Surminsky:* In.-Diss. Erlangen 1877. — 169. *Klug* u. *Högyes:* A. P. 1882, 37. — 170. *Thompson:* J. o. P. **20**, 1896, 455. — 171. *Bier:* V. A. **147**. **153**. Hyperämie als Heilmittel. 6. Aufl. Leipzig 1907. — 172. *Schiff:* A. p. H. **13**, 1854, 525. — 173. *O. B. Meyer:* C. P. **23**, 1909, 685. — 174. *Huizinga:* P. A. **11**, 1875, 207. — 175. *Ludwig* u. *Cyon:* L. B. 1866, 148. — 176. *Mall:* A. P. 1890, Suppl., 57. 1892, 409. — 177. *Thompson:* A. P. 1893, 102. — 178. *Bancroft:* A. J. P. **1**, 1898, 477. — 179. *R. F. Fuchs:* Z. a. P. **2**, 1902, 15. — 180. *Schiff:* P. A. **26**, 1881, 456. — 181. *Luchsinger:* P. A. **26**, 1881,

445. — 182. *Camus* u. *Gley:* C. r. **120**, 1895, 747. A. d. P. (5), **7**, 1895, 301. — 183. *Landois* u. *Eulenburg:* W. m. W. 1867. 1868. — 184. *Landois:* Correspondenzbl. f. Psychiatr. 1866. — 185. *Cl. Bernard:* J. d. P. **1**, 1858, 237, 649. — 186. *Jolyet* u. *Laffont:* C. r. **89**, 1879, 1038. — 187. *Dastre* u. *Morat:* Rech. exp. sur le système nerv. vasomoteur, pag. 100. — 188. *Morat:* A. d. P. 1889, 196. — 189. *Doyon:* A. d. P. 1890, 778. — 190. *Bayliss:* J. o. P. **26**. 1900, 173. 28. 1902. 276. — 191. *Vulpian:* C. r. **76**, 1873, 622. **80**, 1875, 330. **101**, 1885. 851, 981, 1037, 1448. — 192. *v. Cyon:* P. A. **70**, 1898, 147. — 193. *Cavazzani* u. *Manca:* A. i. B. **24**, 1895, 295. — 194. *François Franck* u. *Hallion:* A. d. P. 1897, 671. — 195. *Bunch:* J. o. P. **24**, 1899, 72. — 196. *Eckhard:* Beitr. z. Anat. u. Physiol. **3**, 1863, 123. — 197. *Goltz:* P. A. **8**, 1874, 460. **9**, 1874, 174. **11**, 1875, 52. — 198. *Bowditch* u. *Warren:* J. o. P. **7**, 1886, 440. — 199. *Howell, Budgett* u. *Leonhard:* J. o. P. **16**, 1894, 305. — 200. *Grützner:* P. A. **17**, 1878, 215. — 201. *Asher:* Z. B. **52**, 1909, 298. — 202. *Thayer* u. *Pal:* Wien. med. Jahrb. N. F. **3**, 1888, 29. — 203. *Rogowicz:* P. A. **36**, 1885, 1. — 204. *Landois:* Wien. med. Presse 1887. D. m. W. 1887, Nr. 31. Die Urämie. Wien—Leipzig 1890. 2. Aufl. 1891. — 205. *Nothnagel:* V. A. **44**, 1868, 1. — 206. *Röber:* A. A. P. 1869, 38. — 207. *Heubel:* P. A. **9**, 1874, 263. — 208. *Böhm:* A. P. P. **3**, 1875, 216. **5**, 1876, 279. — 209. *Adamkiewitz:* Die Sekretion des Schweißes. Berlin 1878. — 210. *Nawrocki:* C. m. W. 1878, Nr. 2. — 211. *Luchsinger:* P. A. **14**, 1877, 369. **16**, 1878, 510. — 212. *Marmé:* Göttinger Nachriehten 1878, 106. — 213. *Ott* u. *Wood Field:* J. o. P. **1**, 1878, 193. — 214. *Nawrocki:* C. m. W. 1879, Nr. 19.

287. Das Großhirn.

Reflexcentra. Centra für die psychischen Tätigkeiten.

Im Gehirn sind nervöse Centralapparate von zweierlei Art vereinigt. — 1. Reflektorische, also unbewußt arbeitende Centra. — 2. Die Centralorgane für die mit Bewußtsein sich vollziehenden psychischen Tätigkeiten: Fühlen, Wollen, Denken. Der Sitz der psychischen Vorgänge ist das Großhirn; die übrigen Abschnitte des Gehirns enthalten unbewußt arbeitende Reflexcentra, insbesondere liegen im Mittelhirn (§ 293. IV), Kleinhirn (§ 294) und Medulla oblongata (§ 280. 10) Centralapparate für die Aufrechterhaltung des Körpergleichgewichts und für die Regulierung der Körperbewegungen. Die komplizierten Muskelbewegungen, wie sie beim Stehen, Gehen, Laufen, Springen, Schwimmen, Fliegen des Menschen oder der Tiere notwendig sind, können daher ohne Beihilfe des Bewußtseins ausgeführt werden und laufen in der Tat unter gewöhnlichen Verhältnissen rein reflektorisch ab, während das Bewußtsein anderen Aufgaben zugewandt ist. Manche komplizierte Bewegungen, wie Tanzen, Schlittschuhlaufen, Reiten, Radfahren usw. werden zunächst unter Beihilfe des Bewußtseins erlernt, können später aber ebenfalls rein reflektorisch unbewußt ausgeführt werden. — Die psychischen Tätigkeiten sind nur bei Intaktheit des Großhirns möglich; nach Zerstörung des Großhirns sinkt der Organismus auf den Zustand einer komplizierten Maschine zurück, deren gesamte Tätigkeit nur noch die Wirkung der inneren oder äußeren Reize darstellt.

Bildungsfehler des Großhirns: — Mikrocephalie, Hydrocephalus bedingen einen Ausfall oder eine Herabsetzung der geistigen Fähigkeiten bis zum tiefsten Blödsinn. Umfangreiche Entzündungen, Entartungen, Druck, Blutleere der Hirngefäße, ferner auch die Einwirkung betäubender Mittel heben dieselben völlig auf.

Plötzliche Aufhebung der Circulation im Gehirne, z. B. durch Enthauptung, hat momentanes Aufhören der geistigen Vorgänge zur Folge. Ließen *Hayem* u. *Barrier*[1] durch die Carotiden eines abgeschnittenen Hundekopfes sofort arterielles Blut eines lebenden Pferdes strömen, so konnten bis nach 10 Sekunden am Kopfe Zeichen erhaltenen Bewußtseins und des Willens erkannt werden, später nicht mehr.

Exstirpation des Großhirns.

Nach Wegnahme beider Großhirnhemisphären — bei Tieren hört jede willkürlich ausgeführte Bewegung, ebenso jede bewußte Empfindung und sinnliche Wahrnehmung vollkommen auf. Dagegen

ist die gesamte Mechanik, die Harmonie und das Gleichgewicht der Bewegungen, die niederen oder instinktiven Tätigkeiten verblieben. Bei diesen nach Exstirpation der Großhirnhemisphären bestehen bleibenden Tätigkeiten handelt es sich um Reflexvorgänge, welche im Mittelhirn (§ 293. IV), Kleinhirn (§ 294), Medulla oblongata und Rückenmark (§ 280. 10) lokalisiert sind.

Beobachtung am Frosche. Der Frosch mit exstirpiertem Großhirn — behält das harmonische Gleichgewicht des Körpers und seiner Bewegungen; auf den Rücken gelegt, dreht er sich sofort wieder um, — gereizt, springt er einen oder zwei Sprünge von dannen, wobei er in den Weg gestellten Hindernissen geschickt ausweicht, — ins Wasser geworfen, schwimmt er bis zum Rande des Behälters, steigt auf diesen hinauf und bleibt hier ruhig sitzen. Unter den kompliziertesten incitierenden Verhältnissen zeigt er volle Beherrschung, Harmonie und Einheitlichkeit seiner Bewegungen. Allein ohne äußere Reizung macht er (wenigstens anfangs) keine selbständig willkürlichen, absichtlich intendierten Bewegungen. Er sitzt vielmehr immerfort wie im Schlafe an derselben Stelle, er nimmt keine Nahrung, er hat kein bewußtes Hunger- und Durstgefühl, er zeigt keine Furcht und vertrocknet schließlich an derselben Stelle zur Mumie. (Sein Verhalten in der späteren Zeit nach der Exstirpation siehe unten.)

Beobachtung an der Taube. Ähnlich verhält sich die Taube — nach Entfernung des Großhirns. Ungereizt sitzt sie beständig wie im Schlafe, jedoch zeigt sie angetrieben die völlige Harmonie aller Bewegungen beim Gehen, Fliegen, Ankrallen, Körperbalancieren. Nach Verlauf mehrerer Tage nimmt sie auch anscheinend ohne äußeren Antrieb Ortsbewegungen vor. Die Gefühlsnerven und Sinnesnerven leiten zwar noch die Impulse zum Hirne, allein sie vermögen nur Reflexbewegungen auszulösen, bewußte Empfindungen vermögen sie nicht mehr zu veranlassen. Daher fährt der Vogel zusammen, wenn neben ihm geschossen wird, sein Auge blinzelt bei Annäherung einer Flamme und die Pupillen verengern sich; er wendet den Kopf ab, wenn Ammoniakdämpfe die Nase treffen. Allein alle diese Anregungen werden nicht bewußt als solche empfunden. Vorstellung, Wille, Gedächtnis sind vernichtet, das Tier nimmt spontan nicht Speise noch Trank. Werden Nahrungsmittel und Wasser in den Rachen gebracht, so schluckt es; auf solche Weise kann es monatelang erhalten bleiben (*Flourens*[2], *Longet*[3], *Goltz*[4]).

Beobachtung an Fischen. Fische — verhalten sich wesentlich anders. Wird einem Karpfen das Großhirn (Fig. 200. *VI. 1.*) exstirpiert, so vermag er zu sehen und sogar seine Nahrung auszuwählen und sich völlig willkürlich zu bewegen (*Steiner*[5], *Vulpian*[6]). Nach *Schrader*[7] soll der Frosch sich im weiteren Verlaufe der Beobachtung ähnlich verhalten. Reptilien können sich ebenso später spontan bewegen, doch zeigen sie weder Furcht noch Zorn. Auch Vögel sollen fernerhin spontane Bewegungen besitzen: ihre Sinnesorgane funktionieren, aber sie sind „seelenblind", „seelentaub" etc. (§ 289).

Beobachtung am Säugetier. Säugetiere. — *Goltz*[4] gelang es, Hunden das Großhirn zu nehmen und sie lange Zeit am Leben zu erhalten. Sie zeigten weiterhin gute Gehbewegung und die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme, Geschmack, Tastsinn, Gehör und Muskelbewußtsein. Gegen grelles Licht waren sie empfindlich, ohne doch eigentlich zu sehen. Im übrigen befanden sich die Hunde im Zustande tiefsten Blödsinnes; nur die Fütterung berührte sie angenehm, auch bestand Sättigungsgefühl. Weggefallen waren alle diejenigen Äußerungen, aus welchen wir auf Verstand, Gedächtnis, Überlegung und Intelligenz schließen (vgl. *Rothmann*[8]).

Über die nach Entfernung beider Großhirnhemisphären auftretende „Enthirnungsstarre" s. pag. 654.

Beobachtung an Nachtwandlern. Die Beobachtungen an Nachtwandlern zeigen, daß auch beim Menschen die volle Harmonie aller Bewegungen ohne Beihilfe bewußter Empfindung und Wahrnehmung vorhanden sein kann. Aber auch die meisten unserer gewöhnlichen Bewegungen im wachen Zustande erfolgen ohne Mitwirken des Bewußtseins, vom Mittelhirn, Kleinhirn, Medulla oblongata aus geleitet.

In der aufsteigenden Entwicklungsreihe des Tierreiches findet eine zunehmende Verlagerung von Funktionen aus den caudalen Abschnitten des Centralnervensystems nach den mehr kopfwärts gelegenen Abschnitten statt, die so immer mehr den caudaleren Teilen übergeordnet werden. Im Verfolg dieser Entwicklung gewinnt bei den höchst entwickelten Säugetieren und speziell beim Menschen das Großhirn seine überwiegende Stellung. — Es ist daher auch keineswegs ausgeschlossen, daß bei den tiefer stehenden Tieren mit wenig

oder gar nicht ausgebildetem Großhirn auch anderen Teilen des Centralnervensystems ein gewisses Maß psychischer Tätigkeit zukommt.

Entwicklung der Großhirnrinde in der Tierreihe.

Bei den Knochenfischen und Ganoiden stellt die Großhirnrinde nur eine dünne Epithelplatte dar. Bei den Reptilien tritt zuerst eine mit psychischer Tätigkeit in Verbindung stehende Großhirnrinde auf, allein es existiert zuerst nur die Riechsphäre: diese Tiere sind also als die ersten imstande, die Geruchsempfindungen im Gedächtnisse zu behalten und psychisch zu verwerten. — Bei den Vögeln findet sich zuerst die Sehsphäre und die Sehstrahlung, diese Tiere sind daher die ersten, welche schon das Geschene psychisch empfinden. Bei den Säugern kommen die anderen Sphären hinzu. Unter den Säugern schreiten die Beziehungen der sensiblen und sensoriellen Nervenbahnen zu der Hirnrinde mehr und mehr fort. Ganz besonders aber charakterisiert das Säugergroßhirn die großartige Bildung von Assoziationsbahnen (vgl. § 292).

Grad der Intelligenz im Tierreiche.

Der Grad der Ausbildung der psychischen Tätigkeiten im Tierreiche — richtet sich nach der Größe der Hemisphären des Großhirns im Verhältnis zur Masse der übrigen Teile des centralen Nervensystems. Zieht man aber das Gehirn allein in Betracht, so zeigt sich, daß diejenigen Tiere den höheren Grad der Intelligenz besitzen, bei denen die Hemisphären des Großhirns das größere Übergewicht über das Mittelhirn haben. Das letztere stellen bei den niederen Vertebraten die Lobi optici, bei den höheren die Vierhügel dar. In Fig. 200 ist bei *VI* das Gehirn des Karpfen, bei *V* das des Frosches, bei *IV* das Taubenhirn dargestellt. In allen diesen Figuren ist mit *1* das Hemisphärenpaar, mit *2* die Lobi optici, mit *3* das Kleinhirn und mit *4* das verlängerte Mark bezeichnet. Beim Karpfen ist das Großhirn noch kleiner als die Sehhügel, beim Frosche übertrifft es diese bereits an Größe. Bei der Taube reicht das Großhirn schon caudalwärts bis an das Kleinhirn. Analog diesen Größenverhältnissen ist der Grad der Intelligenz bei den genannten Tieren. Beim Hundegehirn (Fig. 200 *II.*) überdecken die Hemisphären bereits die Vierhügel völlig, aber das Kleinhirn liegt noch hinter dem Großhirn. Erst beim Menschen bedecken die Hinterhauptslappen des Großhirns sogar völlig das Kleinhirn (Fig. 204).

Furchenreichtum.

Endlich zeigt sich der Grad der Intelligenz abhängig von dem Furchenreichtum der Halbkugeln. Während den niederen Tieren (Fisch, Frosch, Vogel) die Furchen noch völlig fehlen (Fig. 200 *VI, V, IV*), sehen wir bei dem Kaninchen zwei leichte Furchen jederseits *(III)*. Der Hund zeigt bereits ein windungsreiches Großhirn *(I, II)*. Auffallend ist der Reichtum der Windungen und Furchen beim Elefanten, dem klügsten Tiere. Selbst bei Evertebraten, z. B. einigen Insekten mit hohem Instinkte, hat man Windungen am Gehirn beobachtet. Freilich läßt sich nicht verkennen, daß auch manche stumpfsinnigen Tiere, wie das Rindvieh, windungsreiche Hemisphären besitzen. Auch beim Menschen traf man oft bei hoher geistiger Befähigung denselben Befund, doch werden auch windungsreiche Hirne bei Unbefähigten angetroffen.

Zeitlicher Verlauf der psychischen Prozesse.

Reaktionszeit.

Zeitlicher Verlauf der geistigen Vorgänge. — Für das Zustandekommen psychischer Prozesse bedarf es einer gewissen Zeit, welche zwischen der Einwirkung der Erregung und der bewußten Reaktion verläuft. Diese Zeit, „Reaktionszeit" [entschieden länger als die einfache Reflexzeit (pag. 655)] kann gemessen werden, wenn man das Moment der Erregung markiert und sodann von der Versuchsperson ein Signal über die richtige Auffassung geben läßt. Es setzt sich dann die Reaktionszeit zusammen: — 1. aus der Pereeptionsdauer (Eintritt in das Bewußtsein), — 2. aus der Appereeptionsdauer (Bewußtwerden der besonderen Eigensehaften der Empfindung: Form, Tonhöhe, Farbe usw.), — 3. aus der Dauer des Willensimpulses (für das Signalgeben). Hierzu kommt noch — 4. die Dauer der Fortpflanzungsgesehwindigkeit im zuleitenden Nervenapparat und 5. in dem motorischen (signalgebenden) Nerven. Wird das Signal wie gewöhnlich mit der Hand gegeben, so dauert die Reaktionszeit für Eindrücke des Sehalles 0,136 bis 0,167 Sekunden, — des Lichtes 0,15 bis 0,224 Sekunden, — des Gesehmaekes 0,15 bis 0,23, — des Tastsinnes 0,133 bis 0,201 Sekunden (*v. Wittich*[9], *Exner*[10], *v. Kries* u. *Auerbach*[11], *v. Vintschgau* u. *Hönigschmied*[12] u. a.) [Wärme wird später empfunden als Kälte (*Goldscheider*[13]), Druck früher als Wärme (*v. Vintschgau* u. *Steinach*[14] u. a.)]. — Die Reaktionszeit für die Geruchswahrnehmung, die natürlich von vielen Umständen (Respirationsphasen, Luftzug) abhängt, beträgt 0,24 bis 0,29 Sekunden (*Moldenhauer*[15], *Vaschide*[16]).

Intensivere Reizung, gesteigerte Aufmerksamkeit, Übung, Erwartung bekannter Eindrücke verkürzen die Zeit. Nach *Lange*[17] fällt, wenn die Aufmerksamkeit auf den zu erwartenden Sinneseindruck gerichtet ist („sensorielle Reaktion"), die Apperception mit der Perception zusammen. Wird die Aufmerksamkeit auf die Hand gerichtet, welche das Signal zu geben hat („muskuläre Reaktion"), so erfolgt die Reaktion schneller als bei sensorieller Reaktion, die muskuläre Reaktion kann schließlich zu einem einfachen Reflex werden. — Bei Tasteindrücken kommen diejenigen am schnellsten zur Perception, welche auf Stellen wirken, denen die größte Schärfe des Ortssinnes zukommt. — Verlängert wird die Zeit bei sehr starken Reizen, bei komplizierten, zu unterscheidenden Objecten (*v. Helmholtz* u. *Baxt*[18]). — Alkohol und Anästhetica ändern die Zeit, sie verkürzen oder verlängern dieselbe, je nach dem Grade ihrer Einwirkung (*Kräpelin*[19]). — Sollen schnell nacheinander zwei verschiedene Eindrücke psychisch erfaßt werden, so ist eine gewisse Zwischenzeit notwendig, welche für das Ohr 0,002—0,0075 Sekunden, für das Auge 0,044—0,047 Sekunden, für das Tastorgan der Finger 0,0277 Sekunden [für zwei elektrische Hautreize 0,022—0,056 Sekunden (*v. Vintschgau* u. *Durig*[20])] beträgt.

Der Schlaf. **Der Schlaf.** — Im Schlafe ist eine verminderte Erregbarkeit des gesamten Nervensystems vorhanden, die durch Ermüdung der centralen Abschnitte des Nervensystems bedingt ist. Im tiefsten Schlafe scheinen die psychischen Tätigkeiten völlig zu ruhen, so daß der Schlafende einem Wesen mit exstirpierten Großhirnhalbkugeln gleichen würde. Wohl meist *Traum.* gegen die Zeit des Erwachens können psychische Tätigkeiten in Form der Träume, jedoch in einer von den normalen psychischen Prozessen abweichenden Weise, wieder anheben. Sie umfassen entweder Empfindungen, denen die objektive Ursache fehlt (die also Halluzinationen sind), oder meist nicht zur Ausführung kommende Willensäußerungen oder Gedankenbildungen, denen häufig die gesunde Logik des Denkprozesses im wachen Zustande abgeht. Oft, besonders gegen die Zeit des Aufwachens, verweben sich mit den Traumgebilden tatsächlich einwirkende Reize, welche die verschiedenen Sinnesorgane treffen können. Sinken der Herztätigkeit, des Blutdruckes in den Arterien, verminderter Blutreichtum im Gehirn, Abnahme der Erregbarkeit der motorischen Rindencentren, verminderte Tätigkeit der Atmung, der Magen- und Darmbewegungen, Abnahme der Körpertemperatur (§ 199. 4), der Sekretionen zeigt eine Herabsetzung der Tätigkeiten der betreffenden Nervencentra, die verminderte Reflextätigkeit eine solche des Rückenmarkes an. Die Pupillen sind im Schlafe um so enger, je tiefer er ist, so daß sie im tiefsten Schlafe durch Lichteinfall nicht noch enger werden können. Auf sensible oder akustische Reize erweitern sie sich, und zwar um so mehr, je weniger tief der Schlaf ist; im Augenblicke des Erwachens nehmen sie die größte Weite an. — Die Festigkeit des Schlafes läßt sich prüfen durch Bestimmung einer Schallintensität, welche zum Aufwecken eben hinreicht. So fand *Kohlschütter*[21], daß der Schlaf sich anfangs sehr schnell, dann langsamer vertieft, nach einer Stunde (nach *Mönninghoff* u. *Piesbergen*[22] nach $1^3/_4$ Stunden) das Maximum erreicht, dann sich anfangs schneller, dann langsamer wieder verflacht und schließlich mehrere Stunden vor dem Aufwachen in fast gleicher, sehr geringer Tiefe verharrt. Äußere oder innere Reize vermögen die Tiefe plötzlich zu verringern, doch folgen dann wieder neue Vertiefungen. Je tiefer der Schlaf ist, um so länger dauert er. Möglichstes Fernhalten aller Sinnesreize befördert den Eintritt des Schlafes. Der Schlaf läßt sich willkürlich weder auf die Dauer fernhalten noch sich unterbrechen.

Hypnotismus. **Hypnotismus**[23]**.** — Dem Schlafe ähnlich, aber keineswegs mit ihm identisch ist der hypnotische Zustand, in den zahlreiche Personen dadurch versetzt werden können, daß ihre Aufmerksamkeit auf einen gewissen Punkt konzentriert (anhaltendes Anstarren eines glänzenden Gegenstandes, einförmige akustische Reize, leichtes Streichen der Haut) und in ihrer Vorstellung durch die Worte des Hypnotiseurs das Bild der Hypnose (allgemeine Ruhe und Ermüdung, Unfähigkeit zu Muskelbewegungen usw.) hervorgerufen wird. Das erstmalige Versetzen eines Menschen in diesen Zustand gelingt am schwierigsten; die Fähigkeit, hypnotisch zu werden, ist individuell sehr verschieden. Bei wiederholt Hypnotisierten kann der Zustand oft äußerst leicht eintreten, zuweilen sogar ohne Zutun eines anderen, wenn willkürlich oder unwillkürlich bei der betreffenden Person die Vorstellung der Hypnose geweckt wird (Autohypnose), wie schon *Cardanus* (1553) es an sich selbst beobachtet hat. Das Erwecken aus der Hypnose geschieht meist einfach durch die Aufforderung des Hypnotiseurs an die Versuchsperson, aufzuwachen; eventuell können starke plötzliche Sinnesreize (Anblasen, lautes Anrufen usw.) hinzugezogen werden.

Je nach der Tiefe des hypnotischen Zustandes kann man zwei Gruppen unterscheiden: — leichte Hypnosen, in denen nur die willkürlichen Bewegungen Abweichungen von der Norm zeigen, und — tiefere Hypnosen, in denen sich dazu noch Veränderungen in der Funktion der Sinnesorgane hinzugesellen. Das Bewußtsein ist bei der Hypnose nicht etwa aufgehoben, aber eigentümlich verändert; der Bewußtseinszustand des Hypnotisierten ist besonders charakterisiert durch die große Suggestibilität, d. h. der Hypno-

tiseur ist imstande, der Versuchsperson bestimmte Vorstellungen einzugeben, zu „suggerieren“, die bei dem Hypnotisierten zwangsmäßig die entsprechenden Wirkungen hervorrufen. Die hypnotisierte Person kann, besonders bei tiefen Hypnosen, häufig nur von dem Hypnotiseur selbst, nicht von anderen suggestiv beeinflußt werden (Isolierrapport). — Bei jeder Hypnose sind Abweichungen in der Funktion der willkürlichen Muskulatur vorhanden, die willkürlichen Bewegungen sind dem Eigenwillen des Hypnotisierten entzogen und dem suggestiven Einfluß des Hypnotiseurs unterworfen. Der Hypnotisierte kann entweder bestimmte Bewegungen nicht ausführen (die Augenlider nicht öffnen, den Arm nicht bewegen usw.) oder eine Lage, in die man seine Glieder gebracht hat, nicht wieder beseitigen (den erhobenen Arm nicht senken) oder eine Bewegung seiner Glieder, die der Hypnotiseur eingeleitet hat, nicht hemmen (die umeinander gedrehten Arme können nicht still gehalten werden). Verharren die Glieder des Hypnotisierten in beliebigen Lagen, die der Hypnotiseur ihnen gibt, ohne Rücksicht auf die Schwere, die Dauer der dazu nötigen Muskelbewegungen usw., so nennt man den Zustand Katalepsie. Zahlreiche willkürliche Muskeln können in eine tonische Kontraktur verfallen, so daß der ganze Körper steif wird, wie ein Brett. Andrerseits werden von dem Hypnotisierten bestimmte Muskelbewegungen, sogar komplizierte Handlungen, auch solche törichter Art, „auf Befehl“ des Hypnotiseurs ausgeführt oder, wenn sie ihm vorgemacht werden, nachgeahmt. Von den Störungen im Bereiche der Sinnesempfindungen, wie sie bei tieferen Hypnosen auftreten, ist hervorzuheben die Herabsetzung oder völlige Aufhebung (selten) der Schmerzempfindung (Analgesie), ebenso Anästhesie für Tast- und Temperaturempfindungen, sowohl auf der Haut wie auf den Schleimhäuten, der Conjunctiva und Cornea. Andrerseits können Sinnestäuschungen durch Suggestion hervorgerufen werden: intensive Schmerzempfindungen, wie sie beim Stechen, Schneiden, Verbrennen entstehen würden, Illusionen und Halluzinationen im Bereiche des Gesichts, Gehörs, Geruchs und Geschmacks. Negative Sinnestäuschungen sind solche, bei denen ein vorhandenes Objekt auf den Befehl des Hypnotiseurs hin nicht wahrgenommen wird; sogar die gesamte Tätigkeit eines Sinnesorgans kann durch Suggestion ausgeschaltet werden. — Die Angaben über Beeinflussung der unwillkürlichen Muskulatur, resp. der meist unwillkürlich stattfindenden Vorgänge (Puls, Atmung, Körpertemperatur, Stuhlgang, Erbrechen usw.) sowie die Angaben über suggestiv erzeugte anatomische Veränderungen (Blutungen, Brandwunden, Blasenbildung usw.) sind schwankend und zum Teil unsicher. — Bei tieferen Hypnosen hat die Versuchsperson nach Aufhören der Hypnose keine Erinnerung an das, was mit ihr während der Hypnose vorgegangen ist (Amnesie). Während der Hypnose kann durch Suggestion die Erinnerung für bestimmte Dinge aufgehoben, oder neue Erinnerungsbilder geschaffen, ja sogar die ganze Persönlichkeit der Versuchsperson umgewandelt werden, so daß sie sich so verhält, wie es dieser andern Persönlichkeit entsprechen würde. Besonders auffällig sind die posthypnotischen Suggestionen: eine in der Hypnose eingegebene Suggestion (Sinnestäuschung, Handlung usw.) tritt erst nach Aufhören der Hypnose, eventuell erst nach einer längeren, vom Hypnotiseur bestimmten Zeit (Stunden, Tage, Wochen) ein, ohne daß die Versuchsperson in der Zwischenzeit eine Erinnerung an den ihr aufgetragenen Befehl zu haben braucht; ja sogar bei Ausführung der posthypnotischen Suggestion kann sie handeln, ohne zu wissen, warum, unter dem Einfluß eines ihr selbst unverständlichen Zwanges.

Erscheinungen der Hypnose.

Welche Veränderungen in der Tätigkeit der nervösen Centralorgane, speziell des Großhirns, dem hypnotischen Zustand parallel gehen, ist unbekannt; eine befriedigende Erklärung der Erscheinungen ist trotz zahlreicher Versuche (*Heidenhain*[23], *Wundt*[23], *Preyer*[23] u. a.) bisher nicht gegeben worden. Es verdient aber hervorgehoben zu werden, daß die Erscheinungen der Hypnose, so besonders die Wirkung der Suggestion nicht etwas prinzipiell Neues, nur dem hypnotischen Zustand Eigentümliches darstellen, sondern wenigstens andeutungsweise auch im normalen Wachzustande beobachtet werden können: suggestiver Einfluß autoritativer Personen, der Erzieher, des Arztes (aber auch mancher Kurpfuscher), faszinierender Redner usw.

Erklärung der Hypnose.

Hypnotische Zustände lassen sich auch bei Tieren erzeugen: Hühner verharren (auch nach Wegnahme des Großhirns, *Heubel*[24]) in starrer Position, wenn man ihnen plötzlich einen Gegenstand vor das Auge rückt, oder ihnen einen Strohhalm über den Schnabel legt, oder einen Kreidestrich vor dem auf die Erde geduckten Kopfe hinzieht (*Kircher*s Experimentum mirabile, 1644). Vögel, Kaninchen, Frösche bleiben regungslos liegen, wenn man sie eine Zeitlang durch leisen Druck auf dem Rücken liegend fixiert hat; Krebse stehen auf der Spitze des Kopfes nebst den beiden Scherenspitzen usw. Es ist allerdings zweifelhaft, ob diese Erscheinungen mit dem hypnotischen Zustande des Menschen identifiziert werden können (vgl. *Verworn*[25]).

Hypnotismus bei Tieren.

Über die Verteilung der psychischen Vorgänge auf die Großhirnhemisphären sind zwei entgegengesetzte Anschauungen aufgestellt worden.

Verteilung der psychischen Vorgänge auf die Hemisphären.

Flourens[2] nahm an, daß die Halbkugeln an einer jeden Leistung in ihrer ganzen Ausdehnung teilnehmen. Daher genügt selbst ein intakt übrig gebliebener geringer Teil der Halbkugeln zur Aufrechterhaltung aller Funktionen. In demselben Maße, in welchem man die Hemisphären abträgt, schwächen sich alle Funktionen des Großhirns; wird dieses ganz eliminiert, so fallen alle Fähigkeiten aus. Daher sollen weder die verschiedenen Fähigkeiten, noch die verschiedenen Wahrnehmungen an besonderen Stellen lokalisiert sein. *Goltz*[4] schließt sich darin an *Flourens* an, daß ein unversehrt übrig gebliebener Rest gleichartiger Hirnsubstanz bis zu einem gewissen Grade die Funktionen des verloren gegangenen Stückes übernehmen kann.

Beobachtungen beim Menschen.

Fälle, in denen bei umfangreicher einseitiger Zerstörung einer Halbkugel die psychischen Tätigkeiten anscheinend nicht gelitten hatten, sind nicht selten. Sogar wenn beide Hemisphären in mäßiger Ausdehnung zerstört sind, kann die Intelligenz scheinbar intakt sein. Mit der Behauptung, die psychischen Fähigkeiten seien in solchen Fällen intakt geblieben, soll man aber doch vorsichtig sein, da es offenbar unendlich schwer sein wird, zu ermitteln, inwieweit dieselben nach den verschiedenen Richtungen hin vor dem Unfalle entwickelt waren.

Phrenologie.

Im Gegensatz dazu sollten nach der „phrenologischen" Lehre *Galls* († 1828) u. *Spurzheims*[26] die verschiedenen geistigen Fähigkeiten im Gehirn an ganz bestimmten Stellen lokalisiert sein. Einer in besonders hohem Grade vorhandenen Fähigkeit sollte dann weiterhin eine voluminösere Entwicklung der betreffenden Hirnstelle entsprechen, und diese sollte sogar äußerlich an der Konfiguration des Schädels erkannt werden können („Cranioskopie"). Diese Schlußfolgerungen wie auch die Verteilung der einzelnen geistigen Fähigkeiten auf die einzelnen Stellen des Gehirns waren durchaus willkürlich, die phrenologische Lehre hat durch ihre Übertreibungen sehr dazu beigetragen, die Anschauung von einer Lokalisation der psychischen Vorgänge auf der Großhirnrinde zu diskreditieren.

Lokalisation der psychischen Vorgänge.

Es kann heute auf Grund der in den folgenden Paragraphen mitzuteilenden Tatsachen keinem Zweifel mehr unterliegen, daß eine Lokalisation der psychischen Vorgänge auf der Großhirnrinde vorhanden ist. Es gilt dies jedoch keineswegs für so komplizierte psychische Vorgänge, wie die Phrenologie sie zugrunde legte, sondern nur für die einfachsten Elemente des psychischen Geschehens: die einzelnen sinnlichen Empfindungen und die willkürlichen Reize für die Bewegung bestimmter Muskeln oder Muskelgruppen. Schon die einfachste psychische Tätigkeit baut sich aus zahlreichen derartigen psychischen Elementen durch deren Zusammenfassung (vgl. § 291. IV.) auf, muß also schon größere Gebiete der Großhirnhemisphären gleichzeitig oder nacheinander in Tätigkeit versetzen. In noch höherem Maße gilt dies natürlich für die höheren geistigen Tätigkeiten (Denken); hierbei dürfte stets das Großhirn in seinem ganzen Umfange oder doch wenigstens zu einem sehr großen Teile sich in Tätigkeit befinden.

Histologische Struktur der Großhirnrinde.

Eine wichtige Grundlage für die Annahme einer Lokalisation auf der Großhirnrinde liefert die Tatsache, daß die Großhirnrinde histologisch nicht etwa ein im wesentlichen gleichartig aufgebautes Gebilde darstellt, sondern daß sie nach ihrer histologischen Struktur in eine Reihe mehr oder weniger scharf von einander getrennter Regionen zerfällt (*Brodmann*[27]). Es ist selbstverständlich, daß solche Abschnitte von verschiedener Struktur auch verschiedene Funktion besitzen müssen. In der Tat läßt sich schon jetzt nachweisen, daß bestimmte nach ihrer physiologischen Bedeutung erkannte Regionen der Großhirnrinde zusammenfallen mit Feldern von charakteristischer Skruktur, so z. B. die motorische Region (§ 288, 291. I.) und die Sehsphäre (§ 289, 291. II. 1).§

288. Die motorischen Rindencentra.

Fritsch u. *Hitzig*[29] entdeckten (1870) auf der Oberfläche der Windungen des Großhirns eine Anzahl circumscripter Regionen, deren elektrische Reizung Bewegungen in ganz bestimmten Muskelgruppen der entgegengesetzten Körperseite hervorruft (Fig. 200. *I. II.*)

Methode.

Methode: — Auf die entblößten Gyri des Großhirns (Hund, Affe) appliziert man entweder dicht nebeneinander ein stumpfes, unpolarisierbares (pag. 579) Elektrodenpaar und reizt mit konstanten (*Fritsch* u. *Hitzig*[29]) oder induzierten Strömen (*Ferrier*[30]). *Ewald* schraubt in das mittelst eines Trepans im Schädel hergestellte Loch einen Elfenbeinkonus mit zwei Knopfelektroden, die jederzeit mit einem Stromkreise verbunden werden können: die Reizversuche können so erst nach der Erholung des Tieres von der Operation bei völlig normalem Zustande vorgenommen werden (*Talbert*[31]). — [Das Großhirn ist gegen schmerzhafte Eingriffe völlig unempfindlich.]

Charakter der Centra.

Die Stellen der Hirnrinde, deren Reizung die charakteristischen Bewegungen auslöst, müssen als wirkliche Centra betrachtet werden, da die Latenzzeit nach Reizung der Centra und die Dauer der Muskelcontraction länger ausfällt, als wenn die subcorticalen, von den Centren in die Tiefe ziehenden, leitenden Fasern gereizt werden. Ferner spricht dafür der Umstand, daß die Erregbarkeit der wirksamen Stellen durch Reizung centripetalleitender Nerven modifiziert werden kann (*Bubnoff* u. *Heidenhain*[32]). Wahrscheinlich sind es diese Centra, auf welche der Wille bei Ausführung willkürlicher Bewegungen einwirkt, weshalb *Landois* sie „psychomotorische Centra“ genannt hat. Als Centrum gibt sich die motorische Zone des Gehirns auch durch eine eigenartige Struktur, welche von der der andern Rindengegenden abweicht, zu erkennen (vgl. § 291. I.; *Kolmer*[33], *Ramón y Cajal*[34], *Brodmann*[28]).

Pyramidenbahn.

Von den motorischen Centren auf der Großhirnrinde aus verläuft als Leitungsbahn die Pyramidenbahn (vgl. § 278. II, 292. A) ohne Unterbrechung bis zu den Ganglienzellen des Vorderhorns. Beim Menschen ist diese Bahn für die Leitung der motorischen Impulse bei weitem die wichtigste; bei Tieren kommen daneben aber auch die andern zum Rückenmark absteigenden, indirekten Bahnen (*Monakow*sches Bündel usw., vgl. pag. 666) in Betracht (*Probst*[35], *Rothmann*[36]).

Es gibt Tiere, welche mit vollständig ausgebildeten Bewegungs- (und Sinnes-)Funktionen zur Welt kommen; bei diesen sind die motorischen Rindencentra der Neugeborenen bereits reizbar (*v. Bechterew*[37]). Bei solchen Tieren jedoch, welche mit unvollständiger Bewegungs- und Sinnesfunktion geboren werden, fehlt entweder die Reizbarkeit der Rinde noch vollständig, so daß nur die tieferen Stabkranzfasern reizbar sind (*Soltmann*[38]), oder es sind die Bewegungen noch nicht isoliert zu erzielen, wobei sie zugleich langsamer, schleppender, mit längerer Latenz verlaufen (*v. Bechterew*[37]). Analog mag sich der Mensch verhalten.

Veränderung der Erregbarkeit der Centra.

Tiefe Narkose, ferner die Apnoe und Asphyxie heben die Reizbarkeit der Centra auf, während die subcortiealen Leitungen noch reizbar bleiben (*Bubnoff* u. *Heidenhain*[32]). Nach der Reizung der Centra scheint sich ein kurzes Stadium geringerer Reizempfänglichkeit einzustellen („refraktäre Periode“) (*Broca* u. *Richet*[39]). Bei kontinuierlicher Reizung der Hirnrinde tritt Ermüdung bis zu völliger Unerregbarkeit derselben ein (*Levy*[40]). — Hemmung der Blutzufuhr zum Kopf hat Unerregbarkeit der Rindencentra und der von ihnen ausgehenden Leitungsbahnen zur Folge (*Scheven*[41]). Nach Freigabe der Circulation im Gehirne kehrt die Erregbarkeit zurück (*Minkowski*[42], *H. E. Hering*[43]). — Schwache Gaben betäubender Gifte, von Atropin, mäßige Blutverluste, erhöhter Blutdruck im Hirn, leichte Entzündungen steigern die Erregbarkeit, — stärkere Einwirkungen dieser Art heben sie auf, sowie direkte Applikation von Kälte oder Cocain. Reizung sensibler Nerven dämpft die Erregbarkeit der motorischen Centra, indem sie die Zuckungskurve der Muskeln erniedrigt und dehnt unter gleichzeitiger Verlängerung der Reaktionszeit. Nur wenn bei zu heftigen sensiblen Reizungen lebhafte reflektorische Muskelzuckungen auftreten, erscheint die Erregbarkeit der Rindencentra gesteigert. — Besonders merkwürdig ist die Tatsache, daß in einem gewissen Stadium der Morphiumnarkose ein für die Auslösung einer Zuckung noch zu schwacher Reiz sofort kräftig wirksam wird, wenn kurz vor seiner Einwirkung auf die Rindencentra die Haut gewisser Körperstellen einer nur leichten taktilen Reizung ausgesetzt wird. Die Zuckungen werden bei starkem Druck auf die Pfote tonischer Natur, so daß alle Reize, welche im Normalzustande in den Centren nur schnell vorübergehende Erregungen hervorrufen, nun dauernd erregend wirken. Wenn man dann während der tonischen Contraction leise über die Haut des Pfotenrückens streicht, das Gesicht anbläßt, leise die Nase schlägt, ruft, oder den Ischiadicus reizt, so tritt plötzlich wieder Er-

schlaffung der Muskeln ein. Diese Erscheinungen erinnern an analoge Beobachtungen an Hypnotisierten.

Nach *H. Munk*[44] ist infolge von Durchschneidung sämtlicher hinterer Rückenmarkswurzeln einer Extremität die Erregbarkeit der motorischen Region ebenso wie die der Centren des Rückenmarks herabgesetzt durch den Fortfall der normalerweise auf den sensiblen Bahnen zuströmenden Erregungen (vgl. pag. 636).

Reizung der Stabkranzfasern.

Da von der Hirnrinde aus die Leitungsbahnen (Stabkranzfasern) gegen das Centrum der Halbkugeln hinziehen, so ist es erklärlich, daß man auch nach Abtragung der Rinde, indem man dem Verlaufe der Nervenfasern in die Tiefe der Halbkugeln hinein folgt, durch deren Reizung denselben motorischen Effekt erzielen kann. Dringt man so in die Tiefe fortschreitend mit dem Reize endlich bis zur Capsula interna vor, wo die Leitungsbahnen dicht zusammen liegen, so werden allgemeine Contractionen der contralateralen Muskeln beobachtet. Auch innerhalb des Crus cerebri sind die motorischen Fasern reizbar (*Beevor* u. *Horsley*[45]).

Zeitliche Verhältnisse der Zuckungen nach Rindenreizung.

Zeitliche Verhältnisse der Reizung. — Nach *Franck* u. *Pitres*[46] verstreicht zwischen dem Momente der Reizung der Hirnrinde und der Bewegung (nach Abzug der latenten Muskelreizung und der Leitungszeit durch Rückenmark und Extremitätennerv) 0,045 Sekunden. *Bubnoff* u. *Heidenhain*[32] fanden, daß in mittelstarker Morphinnarkose mit zunehmender Stärke des reizenden Stromes die Zuckung größer und die Reaktionszeit kürzer wird. Nach Wegnahme der Rinde verminderte sich die Totalverspätung des Zuckungseintrittes (nach beginnender Reizung der weißen Marksubstanz) um $^1/_4$—$^1/_3$. Die Form der Muskelzuckung (Zuckungskurve) ist länger, gedehnter, wenn die Rinde, als wenn die subcorticale Leitung gereizt wird. Befindet sich das Tier (Hund) im Zustande hochgradiger Reflexerregbarkeit, so fallen diese Unterschiede weg; in beiden Fällen erfolgt die Zuckung sehr schnell (*Bubnoff* u. *Heidenhain*[32]). Bei sehr starker Reizung zucken auch noch die Muskeln derselben Seite, und zwar etwas später als die der gekreuzten Seite. Wird gleichzeitig der motorische Punkt für das Vorder- und der für das Hinterbein gereizt, so zuckt letzteres später.

Wird der Reiz 40mal in 1 Sekunde auf einen motorischen Punkt angebracht, so contrahieren sich die betreffenden Muskeln 40mal in einzelnen Zuckungen; — bei 46 Einzelreizen in 1 Sekunde erfolgt eine andauernde Contraction. Es ist bei einem und demselben Tier zur Erzielung einer Dauercontraction dieselbe Reizzahl nötig, ob man das Rindencentrum, oder den motorischen Nerv, oder gar den Muskel reizt. Bei ganz schwachen Reizen beobachtet man das Phänomen der „Summation der Reize“, indem erst nach Verlauf einiger, anfangs unwirksamer Reize die Muskelcontractionen beginnen. — Die Zeit, welche zur willkürlichen Hemmung einer vorhandenen Bewegung erforderlich ist, ist ungefähr gleich der Zeit für die willkürlich erregte Bewegung (*Orschansky* u. *Gad*[47]).

Die Primärfurchen und Urwindungen des Hundegehirns.

Die Lage der motorischen Centra — zeigt für das Gehirn des Hundes Fig. 200, *I* und *II*. Zur Orientierung sei bemerkt, daß die Oberfläche des Großhirns beim Hunde zwei „primäre Furchen“ trägt: den Sulcus cruciatus *(S)*, welcher den die Halbkugeln trennenden Sulcus longitudinalis etwa im Bereiche des vorderen Drittels fast rechtwinklig schneidet. — Die zweite primäre Furche ist die Fossa Sylvii *(F)*. Vier „Urwindungen“ sind in einer bestimmten Lage zu diesen Primärfurchen angeordnet. Die I. Urwindung *(I)* umzieht stark knieförmig gebogen die scharf einschneidende Fossa Sylvii *(F)*. Die II. Urwindung (II) läuft der ersten ziemlich parallel. Die IV. Urwindung grenzt in der Medianlinie an die der anderen Seite; sie umzieht vorn den Sulcus cruciatus *(S)*, so daß der davor liegende Teil als Gyrus praecruciatus deutlich von dem dahinter liegenden Gyrus posterucciatus unterschieden werden kann. Die III. Urwindung (III) endlich hat einen im ganzen der vierten parallelen Verlauf.

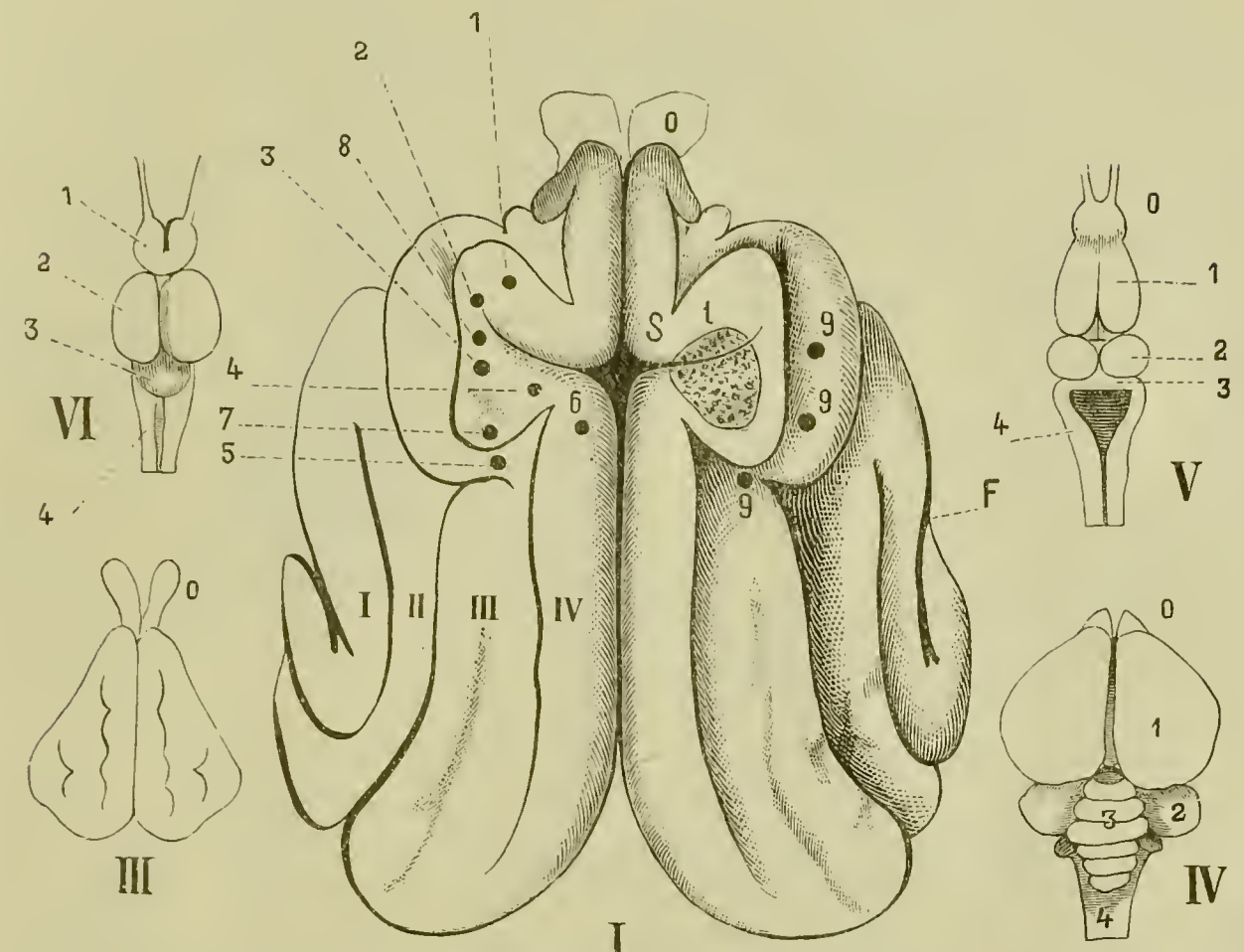
In Fig. 200, *I* und *II* sind die Stellen der motorischen Centra, deren Lage übrigens etwas variieren und sogar auf beiden Seiten verschieden sein kann, durch Punkte bezeichnet. Es sei jedoch bemerkt, daß die einzelnen Centra nicht etwa nur eine punktförmige Ausdehnung haben, sondern daß sie je nach der Größe des Tieres erbsengroße Regionen und darüber darstellen, deren Mitte durch die Punkte der Abbildung bezeichnet ist.

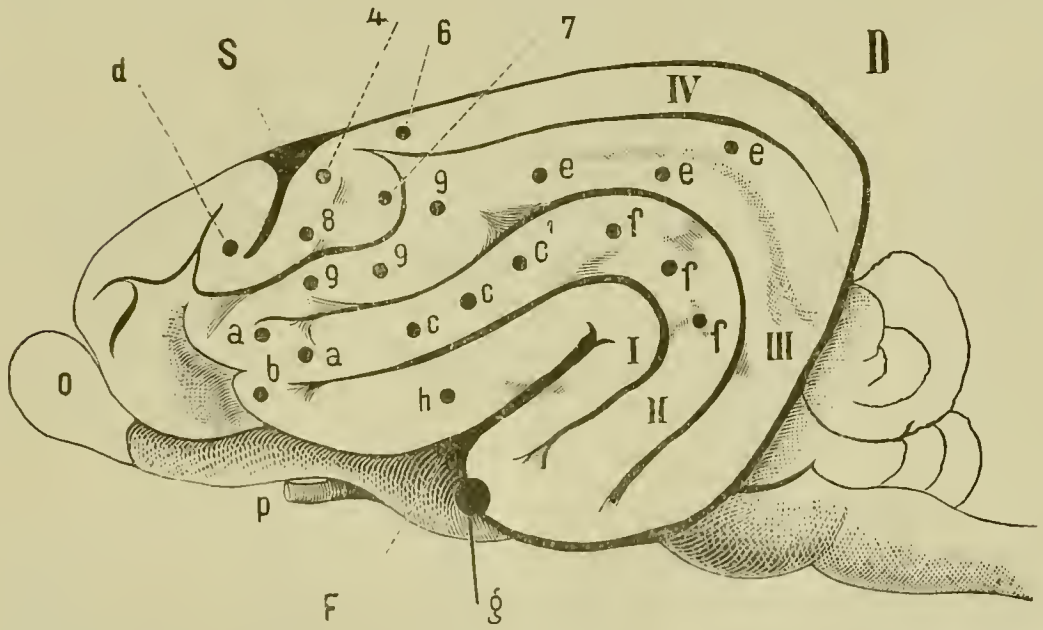
Die Lage der motorischen Centra.

Fritsch u. *Hitzig*[29] haben (1870) die folgenden motorischen Centra ermittelt: — 1. (Fig. 200, *I*) ist das Centrum für die Nackenmuskeln (eine zweite Stelle fand *Werner*[48] unterhalb 7), — 2. für die Extensoren und Abductoren des Vorderbeines, — 3. für die Flexoren und Rotatoren des Vorderbeines, — 4. für die Muskeln des Hinterbeines (das *Luciani*

u. *Tamburini*[49] noch in zwei antagonistisch wirksame Stellen zerlegen konnten), — 5. für die Gesichtsmuskeln, oder das Facialiscentrum

Fig. 200.





I Großhirn des Hundes von oben. *II* von der Seite: *I II III IV* die vier Urwindungen, — *S* der Sulcus cruciatus, — *F* die Fossa Sylvii, — *o* Bulbus olfactorius, — *p* N. opticus. — *1* Motorischer Punkt für die Nackenmuskeln, — *2* Extensoren und Abductoren des Vorderbeines, — *3* Flexoren und Rotatoren des Vorderbeines, — *4* die Muskeln des Hinterbeines. — *5* Facialis, — *6* laterale wedelnde Schwanzbewegung. — *7* Retraction und Abduction des Vorderbeines, — *8* Erheben der Schulter und Extension des Vorderbeines (Schreitbewegung), — *9 . 9* Orbicularis palpebrarum, Zygomaticus, Lidschluß. — *II a . a* Retraction und Elevation des Mundwinkels, — *b* Mundöffnung und Zungenbewegung (Mundcentrum), — *c . c* Platysma, — *d* Öffnen des Auges. — *I t* Die thermisch wirksame Region nach *Eulenburg* und *Landois*. — *III* Großhirn des Kaninchens von oben; — *IV* Gehirn der Taube von oben; — *V* Gehirn des Frosches von oben; — *VI* Gehirn des Karpfens von oben: (in allen diesen Figuren ist *o* Bulbus olfactorius, — *1* Großhirn, — *2* Lobus opticus, — *3* Kleinhirn, — *4* verlängertes Mark).

(nach diesen Forschern oft über 0,5 *cm* im Durchmesser). — *Ferrier*[30] hat (1873) noch die folgenden Centra aufgefunden: — 6. für die laterale

wedelnde Schwanzbewegung, — 7. für die Retraction und Abduction des Vorderbeines, — 8. für die Erhebung der Schulter und Streckung des Vorderbeines (Schreitbewegung); — das Terrain 9, 9, 9 beherrscht die Bewegungen des Orbicularis palpebrarum, des Zygomaticus (Lidschluß, dabei Aufwärtsbewegung des Bulbus und Verengerung der Pupille). Beim vorderen 9 liegt der Punkt für die Bewegungen der Zunge, zwischen dem vorderen 9 und dem mittleren 9 der für den Schluß des Kiefers. — Es hatte ferner die Reizung der Stellen *a a* (Fig. 200, *II*) Retraction und Elevation des Mundwinkels unter teilweiser Munderöffnung zur Folge; — bei *b* sah *Ferrier* Öffnung des Mundes unter Ausstrecken und Zurückziehen der Zunge (bilaterale Wirkung!), wobei der Hund nicht selten bellende Laute von sich gab; er nennt diese Stelle „Mundcentrum". Bei *c c* bewirkt die Reizung Retraction des Mundwinkels durch das Platysma, — bei c^1 Hebung des Mundwinkels und der Gesichtshälfte bis zum Lidschluß (ähnlich wie bei 9). — Bei Reizung vom mittleren *c* erfolgt Öffnung des Auges und Dilatation der Pupille, wobei Augen und Kopf nach der anderen Seite gewendet werden. — Vom Gyrus postcruciatus aus contrahieren sich die Dammuskeln *(Landois)*. — Reizung der vorderen, steil nach unten abfallenden Fläche des Gyrus praecruciatus bewirkt Bewegungen am Schlund- und Kehlkopfe (*H. Krause*[50]); ein weiteres Centrum für Kehlkopfbewegungen liegt nach *Katzenstein*[51] in der zweiten Windung des Hundegehirns. Von einem bestimmten Punkte in der vorderen Hälfte des Fußes der aufsteigenden Stirnwindung (Affe) sah man Verengerung der Stimmritze (wie zur Phonation) bewirkt werden (*Semon* u. *Horsley*[52], *Onodi*[53], *Klemperer*[54]). — Das Centrum für die Kau- und Schlingbewegungen liegt beim Affen im Fuße der Präcentralwindung (*Horsley* u. *Beevor*[45]), bei Hunden ist es die entsprechende vordere Partie der dritten und vierten Windung, die zwischen Fossa Sylvii und Präcentralfurche liegt (*Bechterew* u. *Ostankoff*[55], *Trapeznikow*[56]), beim Kaninchen liegt es an der lateralen Fläche des Vorderhirns etwas vor und unter der Extremitätenregion (*Rethi*[57]). — Nach *Trapeznikow*[56] soll an derselben Stelle das Centrum für die Geschmacksempfindung und die taktile Sensibilität der Zunge, wahrscheinlich auch der ganzen Mundhöhle liegen (§ 289. 3). Bei Reizung des Kau- und Schlingcentrums erhält man eine Reihe mehrerer aufeinander folgender, stets bilateraler Bewegungen, während sonst Rindenreizung nur eine einzige koordinierte Bewegung bewirkt. Über den Verlauf der Bahnen von dieser Stelle aus s. pag. 671.

Lage der motorischen Centra beim Affen.

Bei höheren anthropoiden Affen haben *Grünbaum* u. *Sherrington*[58] die Lage der motorischen Centren auf der Großhirnrinde genau bestimmt: dieselben liegen hier sämtlich im Gebiet der vorderen Centralwindung (Fig. 201 u. 202); Reizung der hinteren Centralwindung gibt keinen deutlichen Bewegungserfolg (vgl. pag. 711).

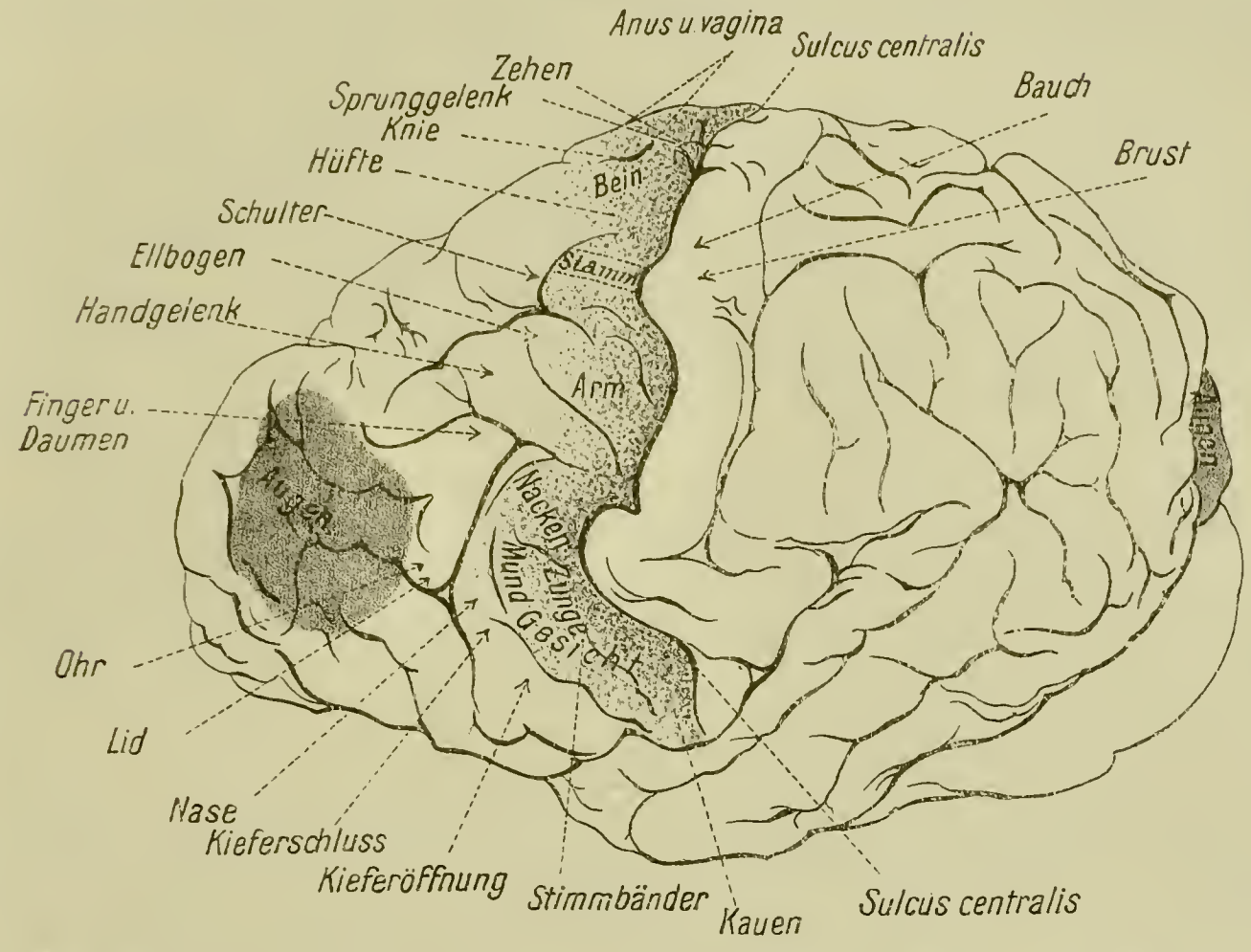
Beim Frosch und bei der Schildkröte lassen sich durch elektrische und chemische Reizung der Oberfläche des Großhirns keine Muskelbewegungen auslösen (*Bickel*[59], *Verworn*[60]). Bei Vögeln (Papagei, Taube, Huhn, Ente) konnte dagegen *Kalischer*[61] durch Reizung echte motorische Rindenfelder nachweisen.

Doppelseitiger Reizerfolg.

Bei stärkerer Reizung — können mit den Muskeln der gekreuzten Seite auch, indem der Reiz auf die andere Seite hinübergeht, die derselben Seite sich mitbewegen. Jene, welche wie die Augen-, Damm-, Larynx-, Schlund-, Kaumuskeln auf beiden Seiten zugleich bewegt werden,

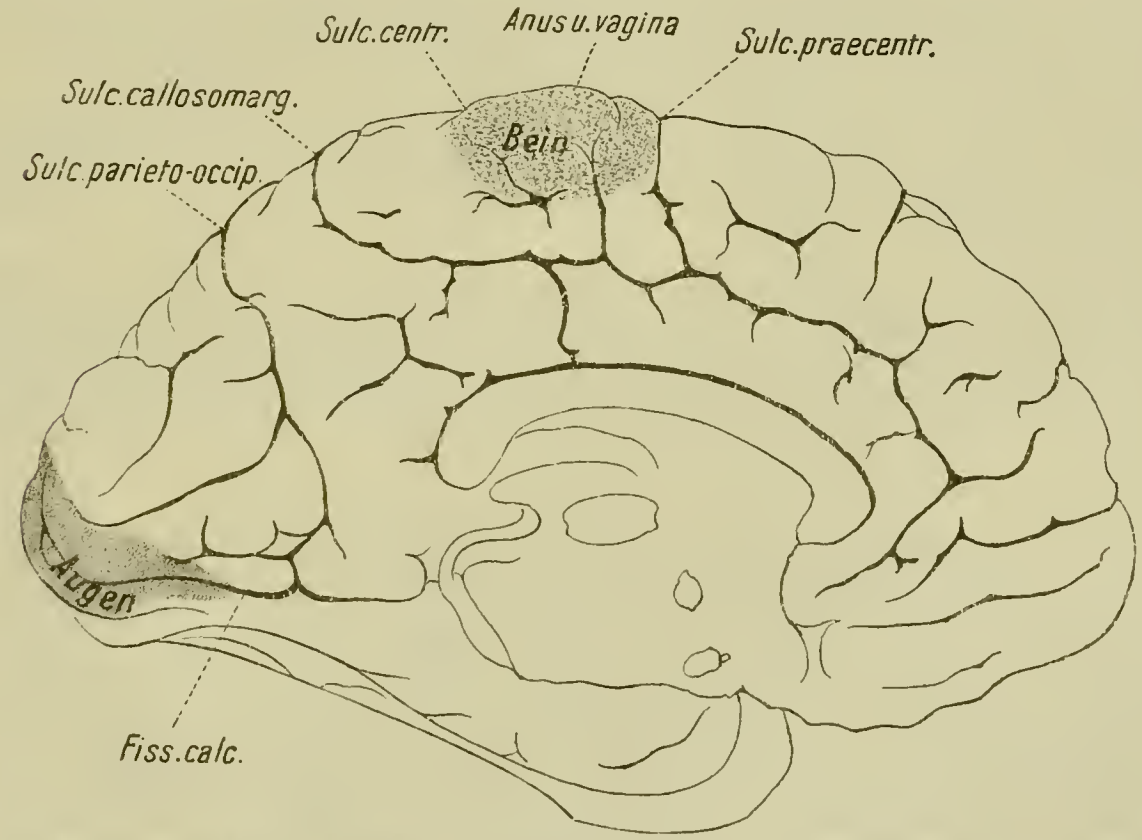
scheinen ein Centrum nicht nur in der gekreuzten, sondern zugleich auch in der gleichseitigen Hemisphäre zu besitzen.

Fig. 201.



Motorische Region auf dem Gehirn eines Schimpansen nach *Grünbaum* und *Sherrington*. Die in der vorderen Centralwindung eingetragenen Bezeichnungen geben die Hauptabteilungen der motorischen Region an; die Pfeile weisen hin auf die Lage der Unterabteilungen innerhalb dieses Gebiets. Die mit „Augen" bezeichneten Stellen der Rinde geben bei der Reizung conjugierte Augenbewegungen.

Fig. 202.



Motorische Region auf dem Gehirn eines Schimpansen nach *Grünbaum* und *Sherrington*. Vgl. die Erklärung zu Fig. 201.

Durch fortgesetzte stärkere Reizung der motorischen Regionen läßt sich schließlich ein vollständiger, allgemein konvulsivischer „epilep- *Epileptischer Anfall nach Rinden-reizung.*

tischer Anfall" erzeugen. In ganz entsprechender Weise kann beim Menschen infolge lokaler Erkrankungen (Entzündung, Tumoren, degenerative Vorgänge u. dgl.) und dadurch bedingter Reizung der motorischen Centren Epilepsie zustande kommen: „*Hughlings-Jacksons* Rindenepilepsie"[62].

Der epileptische Anfall beginnt mit Zuckungen in der speziell zugehörigen Muskelgruppe, geht dann auf das korrespondierende Glied der anderen Seite und erschüttert in anfangs klonischen, dann in tonischen und endlich wieder in klonischen Krämpfen die gesamte Körpermuskulatur. Oberhalb der Capsula interna genügen oft schwache Reize zur Erzeugung dieser Epilepsie. Man sah auch die andere Körperseite erst dann in Krämpfe geraten, und zwar von unten auf, nachdem an der primären die Zuckungen überall vorhanden waren. Die Krampferregung geht von Centrum zu Centrum, nie wird eine zwischenliegende motorische Region übersprungen (*Unverricht*[63]). Nach einem ersten derartigen Anfall reicht oft die leiseste Erregung aus zur Hervorbringung neuer epileptischer Anfälle (vgl. § 286).

Sind gewisse motorische Punkte exstirpiert, so kann beim epileptischen Anfall der Krampf in den von diesen Punkten beherrschten Muskeln fehlen. Abtrennung der motorischen Rindenpunkte durch flachen Schnitt hat während des Anfalles die Kupierung desselben zur Folge. Bei kurzem Bestehen eines epileptischen Anfalles gelingt es nicht selten, durch Exstirpation des Rindencentrums einer Extremität diese allein auszuschalten, während der übrige Körper von Krämpfen erschüttert bleibt.

Anhaltende Darreichung von Bromkalium bewirkt, daß durch Rindenreizung keine Epilepsie mehr erzeugt werden kann.

Chemische Reizung der Centra und Reizung durch Krankheitsursachen.

Die motorischen Regionen können auch durch chemische Reizung in starke Erregung versetzt werden. Als *Landois*[64] (1887) die motorischen Regionen mit einer Anzahl von Stoffen, welche im Harne vorkommen (z. B. Kreatin, Kreatinin, saures phosphorsaures Kalium, Uratsediment aus Menschenharn u. a.), bestreute, sah er ausgeprägte eklamptische (klonisch-tonische) Konvulsionen auftreten, welche sich längere Zeit spontan wiederholen und denen tiefes Coma (Hund) nachfolgt. *Landois* stellt die urämischen Konvulsionen beim Menschen, ebenso epileptische Konvulsionen, hervorgerufen durch „Autointoxikation", diesen Versuchen gleich (pag. 410). Auch die sensoriellen Centren werden hierdurch affiziert, namentlich leidet das Sehvermögen.

Gewisse Gifte vermögen Krämpfe zu erregen, indem sie die motorischen Rindencentra reizen: Santonin, Physostigmin, Karbolsäure, Aceton (bei Diabetes), bei direktem Auftragen auch Gallensäure (*Bickel*[59]) [Vögel oder niedere Vertebraten zeigen keine Konvulsionen, *Bickel*[59]].

Blumenreich u. *Zuntz*[65] fanden, daß bei graviden Kaninchen schon viel geringere Mengen Kreatin (in Substanz auf die motorische Sphäre gebracht oder in wässeriger Lösung in die Carotis interna kopfwärts eingespritzt) Krämpfe erzeugen, als bei nicht trächtigen Tieren. Sie schließen daraus, daß die motorischen Rindencentra schwangerer Tiere sich in einem Zustand erhöhter Erregbarkeit befinden, was für das Zustandekommen der eklamptischen Krämpfe von Bedeutung ist.

Exstirpation der motorischen Centra.

Die Exstirpation der motorischen Regionen resp. einzelner motorischer Centra hat Störungen der Bewegung in den betreffenden contralateralen Muskeln zur Folge. Diese Störungen sind um so intensiver und nachhaltiger, je höher in der Entwicklung die Tiere stehen. Während bei den niederen Vertebraten einschließlich der Vögel die Exstirpation der ganzen Hemisphären die Bewegungen nicht ersichtlich stört, hat schon beim Hunde die Exstirpation der motorischen Centra merkbare Störungen der Bewegungen zur Folge, die beim Affen und Menschen noch viel ausgesprochener werden und anfänglich eine fast vollständige Lähmung der betreffenden Extremität darstellen. Nach einiger Zeit gehen aber diese Störungen wesentlich zurück. Dauernd bleiben verloren die auf ein bestimmtes Ziel gerichteten Bewegungen, sog. Sonderbewegungen und

Fertigkeiten, die angelernt sind; so bleiben bei Hunden z. B. die Pfoten für alle diejenigen Bewegungen unbrauchbar, bei denen sie gewissermaßen als Hände gebraucht werden (*Goltz*[4]) (Festhalten des Knochens usw.). Sehr viel weniger bleiben gestört die der einfachen Ortsveränderung dienenden Bewegungen (Prinzipalbewegungen, *H. Munk*[66]) (Laufen, Klettern usw.). So lernt z. B. der Hund bald wieder nach der Operation beim Lauf die Pfoten sicher und fest aufzusetzen; — beim Menschen bleibt jedoch der Gang zeitlebens gestört (vgl. pag. 711).

Nach der Exstirpation der motorischen Regionen degenerieren die Pyramidenbahnen, die also ihre Ursprungszellen in den Ganglienzellen der motorischen Region besitzen (vgl. pag. 699, 712). Die Erregbarkeit der Pyramidenbahn ist nach Exstirpation der motorischen Rindenregion noch einige Tage (5—7) erhalten, nach 8 Tagen ist sie erloschen (*Morawska-Oscherowitsch*[67]).

Hemmende Wirkung der Rindenreizung.

Es können aber endlich durch Reizung der motorischen Regionen nicht nur Bewegungen hervorgebracht, sondern auch bestehende Contractionen der Muskeln gehemmt werden. Wenn durch Reflexanregung oder durch stärkere elektrische Reizung des Rindencentrums Contraction der betreffenden Muskeln hervorgerufen worden ist, so unterdrückt schwache Reizung desselben Centrums, aber auch anderer Rindenregionen die Bewegung! Es findet sich also die eigentümliche Erscheinung, daß Reizung derselben Rindenstelle, je nach der Intensität des angewandten Stromes, Erregung des motorischen Apparates hervorruft oder eine vorhandene Erregung hemmt (*Bubnoff* u. *Heidenhain*[32]). *H. E. Hering* u. *Sherrington*[68] sahen bei Reizung der motorischen Centren des Affen eine Erschlaffung der Antagonisten, die selbst dann noch eintrat, wenn der Reiz für die Auslösung der Bewegung in den von dem Centrum abhängigen Muskeln zu schwach war. Bei gewisser Stromstärke erhielten sie nicht von derselben Rindenstelle diese gleichzeitige Contraction und Erschlaffung, sondern von räumlich getrennt liegenden. Ferner fand sich außer dieser reziproken Innervation der wahren Antagonisten noch ein komplizierteres Verhältnis zwischen verschiedenen Muskelgruppen. So findet z. B. beim Ballen der Faust Dorsalflexion im Handgelenk statt (*Hering*[68]). — Die Erschlaffung der Antagonisten erfolgt zeitlich etwas vor der Contraction der erregten Muskeln.

Nach den Untersuchungen von *Fano* u. *Libertini*[69] u. a. befindet sich in der Präfrontalregion des Hundes ein Hemmungscentrum für die Bewegungen der gekreuzten Körperhälfte, also ein psycho-inhibitorisches Centrum. — Eine hemmende Stelle für den Sphincter ani externus liegt nach *Frankl-Hochwart* u. *Fröhlich*[70] im Gyrus posterucialus.

289. Die sensoriellen Rindencentra.

Charakter der Centra.

Die Untersuchungen von *Ferrier*[30] und *H. Munk*[66] haben ergeben, daß sich auf bestimmten Stellen der Großhirnrinde Bezirke befinden, in denen sich der Akt der bewußten sinnlichen Wahrnehmung vollzieht. Diese Felder stehen durch Faserzüge mit den Sinnesnerven resp. deren primären Endstätten in Verbindung; sie werden „sensorielle Rindencentra, Sinnescentra“ oder nach *Landois*' Vorschlage „psychosensorielle Centra“ genannt. — Totale Zerstörung eines solchen Centrums hebt die bewußte Empfindung vonseiten des betreffenden Sinneswerkzeuges auf (vgl. § 297).

Die Sinneseentra enthalten zugleich auch die Orte, an denen die Erinnerungsbilder von stattgefundenen Sinneswahrnehmungen niedergelegt und aufbewahrt werden. Mittelst dieser Erinnerungsbilder erkennen wir eine Sinneswahrnehmung, die wir schon früher einmal gehabt haben, als das wieder, was sie ist, — und vermögen uns weiterhin auf Grund unserer Sinneswahrnehmungen Vorstellungen zu bilden. Bei entsprechender partieller Verletzung eines Sinnescentrums kann daher die Sinneswahrnehmung als solche wohl noch stattfinden, aber das Erkennen und Vorstellen beeinträchtigt sein. Ein Hund mit derartig verletzten Centren sieht zwar, hört und riecht, allein er weiß nicht mehr, was er sieht, hört und riecht.

Die Sinneseentra sind durch Leitungsbahnen mit gewissen Abschnitten der motorischen Regionen verbunden, oder auch direkt mit den Ursprungskernen gewisser motorischer Nerven. Reizungen der Sinneseentra können daher Bewegungen veranlassen; diese sind also reflektorischer Art, wie sie unter normalen Verhältnissen auftreten, wenn plötzliche intensive Sinnesempfindungen auf uns einwirken: Drehungen der Augen, des Kopfes bei plötzlichen optischen, akustischen Reizen usw.

Das corticale Sehcentrum.

1. Das psychooptische Centrum — oder die „Sehsphäre“ umfaßt nach *Munk*[66] die mit „Sehen“ bezeichnete Partie des Occipitalhirnes (Fig. 203) des Hundes. — Wird diese Region vollständig zerstört, so ist der Hund auf dem entgegengesetzten Auge dauernd fast total blind („rindenblind“). Die centrale (kreisförmig schattierte) Partie entspricht der Stelle des schärfsten Sehens (der Maeula); wird diese Stelle allein zerstört, so tritt Blindheit der Maeula, außerdem aber auch Wegfall der optischen Erinnerungsbilder ein, was als „Seelenblindheit“ (*Munk*[66]) oder Amnesia optica bezeichnet wird. Nach einseitiger Zerstörung dieser Partie kommt es bald zu einer Kompensation: es scheint, daß andere benachbarte Rindengebiete der Sehsphäre die Funktion für das verletzte mit übernehmen können. Hierbei zeigt sich, daß die Tiere mit dem affizierten Auge gewissermaßen erst wieder sehen lernen müssen wie in der frühesten Jugend (*Munk*[66]). — Doppelseitige Zerstörung der ganzen Centra macht beiderseits total blind, die der centralen (schattierten) Teile allein bewirkt außer dauernder Blindheit der beiden Maeulae Seelenblindheit.

Projektion der Retina auf die Rinde.

Munk[66] ermittelte (beim Hunde) ferner eine gesetzmäßige Projektion der Netzhaut auf die Sehsphäre in der Art, daß beide Netzhäute mit je einem psychooptischen Rindencentrum in Verbindung stehen, und zwar so, daß eine jede Retina zum größten Teile mit dem gekreuzten Rindencentrum zusammenhängt und nur mit der äußersten lateralen Randpartie mit dem Centrum derselben Seite. Denkt man sich die Fläche einer Netzhaut auf die Centra projiziert, so steht der äußerste Rand der Retina mit dem Centrum derselben Seite in Konnex, — der innere Rand der Retina mit dem inneren Bezirke des gekreuzten Centrums, der obere Randteil mit dem vorderen Bezirke und der untere Randteil der Netzhaut mit dem hinteren Bezirke ebenfalls des gekreuzten Centrums. Die (schattierte) Mitte des Centrums entspricht der Stelle des direkten Sehens der Netzhaut der gegenüberliegenden Seite.

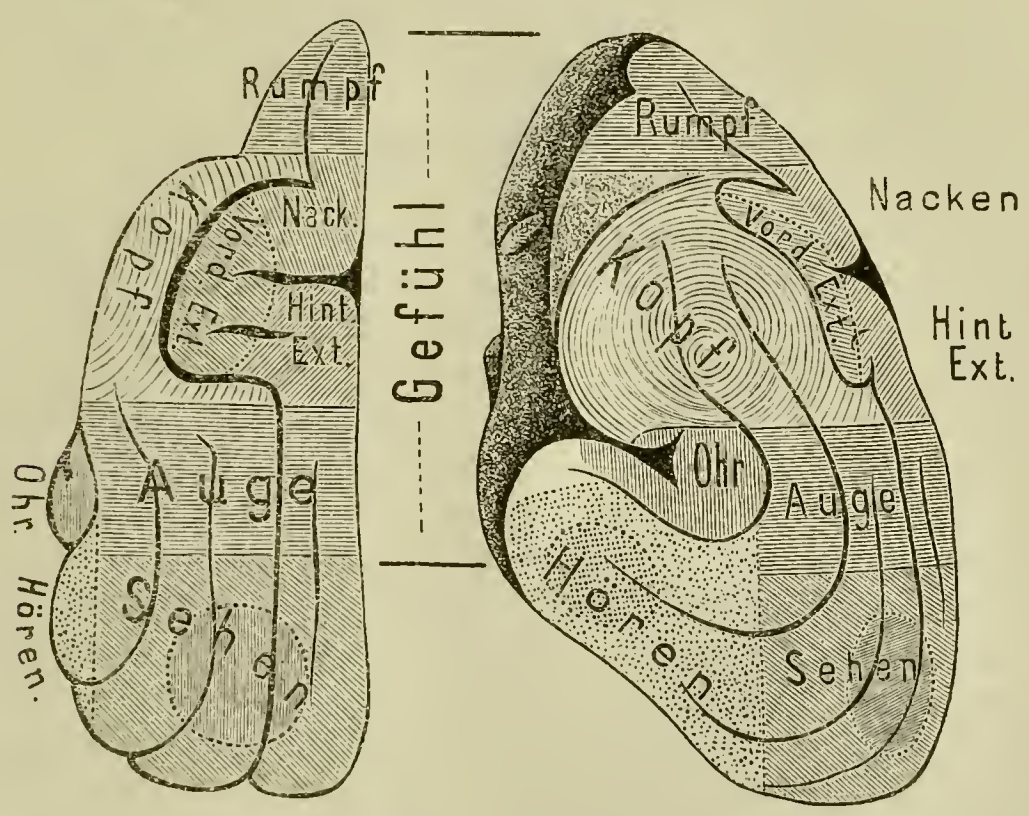
Reflexbewegungen vom Sehcentrum aus.

Reizung des Sehcentrums bewirkt beim Hunde Bewegungen beider Augen nach der anderen Seite hin, zuweilen mit gleichartiger Kopfbewegung und Verengerung der Pupillen.

Neuere Untersuchungen über das Sehcentrum.

Die Angaben *Munks*[66] über das Sehcentrum sind von einer Reihe von Forschern (*Hitzig*[71], *v. Tschermak*[72], *Kurzweil*[73], *M. Minkowski*[74]) einer Kritik und experimentellen Nachprüfung unterzogen worden. *M. Minkowski*[74] kommt auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen zu dem Schluß, daß die Sehsphäre sich lateralwärts nicht soweit erstreckt, wie *Munk*[66] es angegeben hat, daß die zweite Urwindung und also auch die in Fig. 203 kreisförmig schattierte Stelle überhaupt nicht zur Sehsphäre gehören. Die besondere Beziehung der kreisförmig schattierten Stelle zur Macula und ihre Beziehung zu den optischen Erinnerungsbildern (Entstehung von „Seelenblindheit" nach Zerstörung derselben) wird von *M. Minkowski*[74] geleugnet. Die Sehsphäre liegt (*Kurzweil*[73], *M. Minkowski*[74]) hauptsächlich an der medialen und cerebellaren Fläche des Occipitallappens (der Lage der menschlichen Sehsphäre im wesentlichen entsprechend, vgl. § 291. II. 1.), und zwar umfaßt sie ein Gebiet, welches auch durch einen charakteri-

Fig. 203.



Das psychooptische und psychoakustische Centrum und die „Fühlsphäre" des Hundegehirns nach *H. Munk*.

stischen Bau der Rinde (Area striata, *Campbell*[75], *Brodmann*[28]) ausgezeichnet ist. Nach einseitiger Exstirpation dieses Gebietes besteht am gekreuzten Auge dauernde Blindheit in den temporalen $^3/_4$ des Gesichtsfeldes; nur ein schmaler nasaler Streifen (entsprechend dem lateralsten Teile der Netzhaut) bleibt erhalten. Am gleichseitigen Auge tritt im nasalen Gesichtsfeldbezirk eine nur vorübergehende Blindheit ein. Es ist also der größte Teil jeder Retina in der gekreuzten Sehsphäre vertreten; der laterale Netzhautteil in beiden, aber vorwiegend in der gleichseitigen. Nach beiderseitiger Exstirpation der Sehsphären tritt vollständige Rindenblindheit auf.

Projektion der Retina auf die Rinde.

Nach *M. Minkowski*[74] besteht allerdings eine konstante Projektion der Netzhaut auf die Rinde der Sehsphäre und zwar in der Art, daß im vorderen Teile der Sehsphäre die oberen, im hinteren Teile die unteren Teile der Netzhaut vertreten sind. Es steht jedoch jedes Element der Netzhaut nicht mit einem, sondern mit einer ganzen Anzahl von Elementen der Sehsphäre in Verbindung, mit einigen allerdings in engerer als mit anderen; kleinere Exstirpationen im Bereiche der Sehrinde brauchen daher keine

Reflexbewegungen vom Sehcentrum aus.

nachweisbare Sehstörung herbeizuführen, sondern sind einer schnellen Restitution fähig. — Das motorisehe Feld für die assoziierten Augenbewegungen auf Grund optischer Reize liegt nach *M. Minkowski*[74] nicht innerhalb der eigentlichen Sehsphäre, aber in ihrer unmittelbaren Nachbarsehaft an der Konvexität des Occipitallappens, in der inneren Hälfte der zweiten Urwindung.

Werden einem neugeborenen Tiere die Bulbi exstirpiert (*Gudden*[76], *v. Monakow*[77]), so bilden sieh Degenerationen aus im Nervus und Tractus opticus, im Corpus genieulatum laterale, Pulvinar und vorderen Vierhügel, sowie eine Entwicklungshemmung in den Sehstrahlungen und im Hinterhauptslappen. Entwieklungshemmung im Bereieh der Sehsphäre fand *Berger*[78] aueh, wenn bei neugeborenen Tieren dureh Vernähen der Lider miteinander die optischen Reize dauernd ferngehalten wurden. — Naeh Exstirpation der Sehsphäre bei jungen Tieren werden das Corpus genieulatum laterale, das Pulvinar, der vordere Vierhügel (derselben, zum Teil aueh der anderen Seite, *Ferrier* u. *Turner*[79]) atrophiseh, in späterer Zeit aueh der Traetus und Nervus optieus (vgl. pag. 715).

Vergleichendes.

Beim Affen liegt das Centrum auf der Spitze des Oeeipitallappens. Einseitige Zerstörung bewirkt Blindheit für die auf Seite der Verletzung liegenden Hälften beider Netzhäute. — Bei Vögeln liegt die Sehsphäre in dem vom Peduneulus aus naeh oben und vorn sich erstreekenden, den Ventrikel bedeekenden Hirnrindenteil. Die Retina des gekreuzten Auges gehört zu einer Halbkugel, mit Ausnahme ihres hintersten Bezirkes, weleher der gleiehseitigen Hemisphäre zugeordnet ist (*Munk*[66]).

Ein psychooptisches Centrum findet sieh zuerst bei den Vögeln (bei den niedrig stehenden Vertebraten endet der Optieus allein im Mittelhirn) (*Edinger*[80]).

Das corticale Hörcentrum.

2. Das psychoakustische Centrum — oder die „Hörsphäre“ liegt beim Hunde nach *Munk*[66] in dem Schläfenlappen, mit „Hören“ bezeichnet (Fig. 203) [an der mit *f f f* (Fig. 200, *II*) bezeichneten Region der 2. Urwindung (*Ferrier*[30])]. Zerstörung der ganzen Region macht das kontralaterale Ohr taub, die der mittleren schattierten Partie allein bewirkt „Seelentaubheit“ (*Munk*[66]) (Amnesia acustica), d. h. das Tier hat die Erinnerungsbilder der Gehörsempfindungen verloren. Auch hier gleichen sich die Störungen bei einseitiger Verletzung der mittleren Partie in einigen Wochen aus (wie beim psychooptischen Centrum), so daß das Tier von neuem hören lernen muß (*Munk*[66]). Doppelseitige Zerstörung der ganzen Region macht völlig taub, doppelseitige Zerstörung der mittleren Teile macht beiderseits seelentaub. So verstümmelte Hunde spitzen nieht mehr die Ohren nach Gehörseindrücken und gewöhnen sich das Bellen ab. Die vorderen Abschnitte der Hörsphäre scheinen zur Wahrnehmung hoher, die hinteren zur Perception tiefer Töne zu dienen (*Munk*[66]). — Reizung des Centrums hat eine Reaktion zur Folge, die jenem raschen Stutzigwerden entspricht, das durch plötzliches, unerwartetes lautes Geräusch hervorgebracht wird. Einseitige Reizung erzeugt hierbei Ohrbewegung der entgegengesetzten Seite (*Ferrier*[30], *Baginsky*[81]).

Naeh einseitiger Vernichtung eines Ohres am neugeborenen Hunde sah *Munk*[66] das kontralaterale Centrum weniger entwiekelt. — *Ferrier*[30] wies das Centrum beim Affen, Kaninehen, Sehakal und bei der Katze naeh.

Das corticale Geruchs- und Geschmackscentrum.

3. In den Gyrus hippocampi verlegen *Munk*[66] und *Ferrier*[30] das Geruchscentrum (Hund). Nach doppelseitiger Zerstörung (Affe) war Geruch und Geschmack aufgehoben (*Ferrier*[30]), das also hier belegene psychoosmische und psychogeusische Centrum vermochte man jedoch bisher nicht voneinander abzugrenzen.

Naeh *Zuckerkandl*[82], weleher sich auf vergleiehend-anatomisehe Tatsaehen stützt, setzt sieh der Rindenanteil des Geruehseentrums zusammen: aus dem eentralen Ende und dem Stirnende des Lobus corporis eallosi, aus dem Lobus hippoeampi samt dem Uneus, aus dem Ammonshorn einsehließlich der Randwindung (insbesondere der Faseia dentata), aus der Rinde des Penduneulus olfaetorius, aus der Rinde der Lamina perforata anterior

und aus dem Bulbus olfactorius. — Nach *Trapeznikow*[56] fällt das Centrum für die Geschmacksempfindung ebenso wie für die taktile Sensibilität der Zunge, wahrscheinlich auch der ganzen Mundhöhle mit dem Centrum für die Kau- und Schlingbewegungen zusammen (vgl. pag. 671, 702).

Ein Geruchsrindencentrum findet sich unter den Vertebraten zuerst bei den Reptilien; es ist zugleich das zuerst auftretende psychosensorielle Organ. Danach würde also phylogenetisch die erste psychische Tätigkeit im Tierreiche an die Riechwahrnehmung geknüpft sein (*Edinger*[80]).

Das corticale Gefühlscentrum.

4. Nach *Munk*[66] ist die Hirnoberfläche im Bereiche der motorischen Centren zugleich „Fühlsphäre“ — d. h. sie dient auch dem Tastgefühle, den Muskel- und Innervationsempfindungen der entgegengesetzten Seite. Es ist in Fig. 203 die Verteilung der Gebiete für die einzelnen Körperteile des Hundes eingezeichnet. — Beim Affen liegt die Fühlsphäre im Scheitellappen, jeder einzelnen Region gehört ein bestimmter Körperteil an. Nach totaler Exstirpation der Arm- und Beinregion ist die Berührungsempfindlichkeit für immer verloren, nach partieller Exstirpation erfolgt später Wiederkehr der Empfindung (*Munk*[66]).

290. Das thermische Rindencentrum.

Anderweitige Rindenfunktionen.

Thermisches Rindencentrum.

A. Eulenburg u. *Landois*[83] haben auf der Oberfläche des Großhirns des Hundes eine Stelle nachgewiesen, von welcher aus ein unzweifelhafter Einfluß auf die Temperatur und Gefäßweite der kontralateralen Extremitäten ausgeübt wird. Diese Stelle (Fig. 200. *1t)* umfaßt im allgemeinen die Gegend, an welcher zugleich die motorischen Centra für die Flexoren und Rotatoren des Vorderbeines *(3)* und für die Muskeln der Hinterextremität *(4)* belegen sind. Die wirksamen Bezirke für Vorder- und Hinterbeine sind räumlich von einander getrennt; der für das Vorderbein liegt etwas mehr nach vorn, dem lateralen Ende des Sulcus cruciatus benachbart. Zerstörung dieser Gegend zieht Steigerung der Temperatur der kontralateralen Extremitäten nach sich, welche sehr verschieden hoch (1,5 bis 2°, selbst bis 13° C) sein kann. (Bestätigt von *Hitzig*[84], *Wood*[85] u. a.) Diese Temperaturzunahme steht in keinerlei Beziehung zu etwaigen Muskelstörungen in den afficierten Extremitäten, sie ist fast in allen Fällen noch längere Zeit nach der Verletzung ausgesprochen, wenn auch mit erheblichen Schwankungen. *Eulenburg* u. *Landois* sahen sie selbst drei Monate lang anhalten, in anderen Fällen kommt am zweiten oder dritten Tage eine allmähliche Ausgleichung zustande. — Lokalisierte elektrische Reizung der Bezirke bewirkt eine geringe vorübergehende Abkühlung der kontralateralen Extremitäten. Auch durch Kochsalzapplikation kann das Centrum gereizt werden, doch treten dabei oft nach kurzer Zeit die Erscheinungen der Zerstörung auf. — Der Nachweis einer thermisch wirksamen Region für die Kopfhälfte ist bisher nicht gelungen. Bei cerebral-epileptischen Anfällen (pag. 703) steigt die Körpertemperatur teils wegen der vermehrten Wärmeproduktion der Muskeln (§ 223), teils wegen behinderter Wärmeabgabe durch die Hautgefäße infolge der Reizung der thermischen Rindencentren.

Zerstörung des Centrums bewirkt Wärmesteigerung.

Reizung des Centrums erzeugt Abkühlung.

Nach *Wood*[85] hat die Zerstörung dieser Centralstelle beim Hunde zugleich eine calorimetrisch nachweisbare Vermehrung der Wärmeproduktion zur Folge, die Reizung hingegen eine Verminderung.

Bei Hunden, denen *Landois* mit einem schmalen Messerchen (welches in der Tiefe durch Zug an einem Faden zum Einschnappen gebracht wurde) die Capsula interna durch-

trennte, fand er gleichfalls Erhöhung der Temperatur; die thermisch wirksamen Fasern würden danach durch die innere Kapsel hindurchziehen. — Weiterhin hat Verletzung des Pedunculus cerebri deutliche Temperatursteigerung zur Folge (*White*[86]). — Bei Kaninchen hat eine Zerstörung der vorderen Rindenregion keinen deutlichen Einfluß (*Eulenburg* u. *Landois*[83] u. a.), wohl aber die des hinteren Rindenbezirkes (*White* u. *Washborn*[87]).

Die mitgeteilten Versuche machen es erklärlich, daß bei psychischen Erregungen des Großhirns eine Einwirkung auf die Gefäßweite und Temperatur stattfinden kann, wie das momentane Erblassen und Erröten zeigt (vgl. pag. 714).

Sonstige Einwirkungen der Hirnrinde: auf Blutdruck und Herz,

Anderweitige Rindenfunktionen. — Einige Forscher haben nach Reizung der Hirnrinde Blutdruckschwankung und Änderung des Herzschlags beobachtet, so z. B. *Bochefontaine*[88] nach elektrischer Reizung der motorischen Bezirke für die Extremitäten. Nach *Weber*[89] beruht die bei elektrischer Reizung der Hirnrinde eintretende Blutdrucksteigerung auf einer Verschiebung einer größeren Blutmenge von den Bauchorganen zu den muskulären Teilen des Rumpfes und der Glieder; auf diese Weise wird gleichzeitig bei der Intendierung bestimmter anstrengender Bewegungen, von der Hirnrinde aus die Funktionsfähigkeit der Muskeln durch Zuführung einer größeren Blutmenge gesteigert. Die den Blutdruck beeinflussende Region liegt nach *Weber*[89] beim Hund auf der motorischen Zone für die Beinbewegung, bei der Katze dagegen völlig getrennt von dieser auf dem Stirnlappen, und zwar auf der motorischen Zone für die Rumpfbewegung. — Nach Reizung des corticalen Facialiscentrums (Fig. 200. 5) beobachtete *R. Danilewsky*[90] Steigerung des Blutdruckes unter anfänglich beschleunigten, dann verlangsamten Pulsen, dasselbe auch bei Reizung der Cauda des Corpus striatum und der angrenzenden weißen Masse: zugleich sah er hierbei die Atmung verlangsamt, ja zeitweise unterbrochen. *Balogh*[91] sah nach Reizung verschiedener Rindenpunkte beim Hunde Pulsbeschleunigung, von einem Punkte Pulsverminderung. Diese Angaben lassen bisher einen genügenden Einblick in das Verhältnis des Großhirns zur Herztätigkeit vermissen. Daß ein solcher aber besteht, beweist unzweifelhaft die Wirkung psychischer Einflüsse auf den Herzschlag, die schon *Homer* und

die Atmung,

Chrysipp kannten. — Auf die Atmung wirkt Rindenreizung lateralwärts von der Basis des Tractus olfactorius verlangsamend oder hemmend, — im Bereich der motorischen Regionen beschleunigend, — am Gyrus uncinatus „Schnüffeln“ erregend (*Spencer*[92]). Im oberen Teil der vorderen Centralwindung fanden *Mavrakis* u. *Dontas*[93] eine Stelle, deren Reizung bestimmte und reine Atembewegungen hervorruft (vgl. pag. 676). Von einem Punkte der 3. Urwindung auswärts vom Orbiculariscentrum sah *Unverricht*[94] auf Reizung Atmungsstillstand beim Hunde, *Preobraschensky*[95] bei der Katze außerdem von einer Stelle hinter jener Inspirationskrampf des Zwerchfells eintreten. Nach *Katzenstein*[51] gibt es beim Hunde zwei corticale Atemcentra, das eine im Stirnhirn, das andere im Gyrus central. anter.; das letztere ist zugleich das Lautgebungscentrum. — Über die Centren für die Anregung der Verdauungsdrüsen auf der Großhirnrinde s. pag. 218, 248, 255. — *Bochefontaine*[88] u. a. sahen namentlich nach Reizung der Umgebung des Sulcus cruciatus bei Hunden Verlangsamung der Magenbewegung, Peristaltik der Gedärme, Contraction der Milz, des Uterus, der Blase, vermehrte Atemzüge. — Über die Beziehung des Gebietes am Sulcus cruciatus (Hund) zur Cardia s. pag. 232. Nach *Bechterew* u. *Mislawski*[96] hat Reizung verschiedener Stellen dieser Gegend teils Bewegungen am Pylorus, teils Hemmung derselben zur Folge; mitunter bewegt sich die Cardia. Von derselben Stelle und der hinten und außen anliegenden 3. Urwindung läßt sich Contraction und Erschlaffung der Darmmuskulatur erzeugen, ebenso von den Sehhügeln. Die leitenden Bahnen gehen teils durch die Vagi, teils durch das Rückenmark. Von letzterem verlaufen die Fasern für den Dünndarm durch die 8 unteren Brust- und den obersten Lendennerven (Hund) zum sympathischen Geflechte, die für den Dickdarm durch die 2 letzten Lenden- und die 3 oberen Kreuznerven (*Bechterew* u. *Milawski*[96]). Änderungen der spontanen Dünndarmbewegungen bei elektrischer Rindenreizung beobachtete *v. Pfungen*[97]. — Vermehrte Contractionen der Vagina bei Kaninchen ließen sich erzielen durch Reizung des vorderen Hemisphärenabschnittes, bei Hunden des Gyrus sigmoideus. In der Umgebung, respektive durch verstärkte Reizung ließ sich hemmender Einfluß erzielen. Reizung des Sehhügels oder des centralen Vagusstumpfes hatte gleichfalls Verstärkung der Bewegung zur Folge, Reizung des peripheren Vagusstumpfes jedoch Erschlaffung der Scheide (*Bechterew* u. *Mislawski*[96]). — Elektrische Reizung des inneren Teiles des Gyrus sigmoideus beim Hunde bewirkt

die Verdauungsdrüsen,

die Eingeweide,

die Pupille,

Erweiterung der Pupille (*Mislawski*[98]) [ebenso chemische Reizung der Parietalregion beim Kaninchen *(Landois)*]; ferner Tränensekretion, Hervortreten der Bulbi und Zurückgehen des 3. Augenlides beim Hunde (*Bechterew*[99]); (vgl. § 293. II. Thalamus opticus). *Levinsohn*[100] konnte von zahlreichen Rindengebieten aus Pupillenerweiterung, zugleich mit kontralateralen assoziierten Augenbewegungen und Lidbewegungen erhalten. — *Weber*[101] u.

Stacheln, Haare, Federn.

Lieben[102] wiesen Stellen auf der Großhirnrinde nach, von denen aus Bewegungen der Stacheln des Igels und der Schwanzhaare von Katze, Eichhorn, Marder, Ziesel, sowie der Federn der Vögel zu erzielen waren.

291. Physiologische Topographie der Großhirn-Oberfläche beim Menschen.

Die motorischen Regionen.

I. Die motorischen Regionen. — Man nahm bis vor kurzem an, daß die motorischen Regionen beim Menschen die vordere (Fig. 204. *A*) und hintere (*B*) Centralwindung und den Lobulus paracentralis umfassen und rückwärts bis in den Präcuneus hinein reichen (Fig. 206). *Sherrington* u. *Grünbaum*[58] fanden jedoch (vgl. Fig. 201, 202) bei höheren anthropoiden Affen (Orang, Gorilla, Schimpanse), *Lewandowsky* u. *Simon*[103] ebenso bei niederen Affen, daß die motorischen Regionen nur die vordere Centralwindung umfassen [sowie die vordere Wand, die Tiefe, an einigen Stellen auch den tieferen Teil der hinteren Wand des Sulcus centralis, und am oberen Rand der Hemisphäre einen Bezirk in der Fortsetzung der vorderen Centralwindung auf die mediale Fläche, doch nicht bis zum Sulcus calloso-marginalis]; daß dagegen die hintere Centralwindung nicht zur motorischen Region gehört. Danach ist es zum mindestens sehr wahrscheinlich, daß auch beim Menschen die motorischen Regionen auf das Gebiet der vorderen Centralwindung beschränkt sind. Damit steht in Übereinstimmung, daß die vordere und hintere Centralwindung des menschlichen Gehirns in bezug auf ihre histologische Struktur völlig voneinander verschieden sind (*Ramón y Cajal*[34], *Brodmann*[28], *Campbell*[75]). Die vordere Centralwindung ist durch das Vorhandensein von Riesenpyramidenzellen und den Mangel einer inneren Körnerschicht, die hintere durch das Vorhandensein einer deutlichen Körnerschicht und das Fehlen von Riesenpyramidenzellen ausgezeichnet.

Lähmung der gesamten motorischen Region. Cerebrale Hemiplegie.

Eine Entartung der motorischen Regionen beim Menschen — bewirkt Lähmung der entgegengesetzten Körperseite, welche anfänglich als eine totale erscheint, dann aber allmählich in einen Zustand übergeht, in welchem namentlich alle die, vornehmlich vom Willen aus anzuregenden und besonders angelernten und geübten, kunstfertigen Bewegungen erloschen sind, während die assoziierten und bilateralen Bewegungen (welche z. B. auch den Tieren, die nach der Geburt sofort mancherlei komplizierte Bewegungen ausführen können, eigen sind) mehr oder weniger unversehrt erhalten bleiben. Daher ist beim Menschen die Hand mehr gelähmt als der Arm, — dieser mehr als das Bein, — die unteren Facialisäste mehr als die oberen, — die Rumpfnerven endlich fast gar nicht. Die Gesichtsmuskeln erscheinen nach corticaler Läsion nie so völlig gelähmt wie bei Affektion des Facialisstammes; namentlich kann das Auge noch ziemlich gut geschlossen werden. Saugbewegungen sah man selbst bei hemicephalen Neugeborenen.

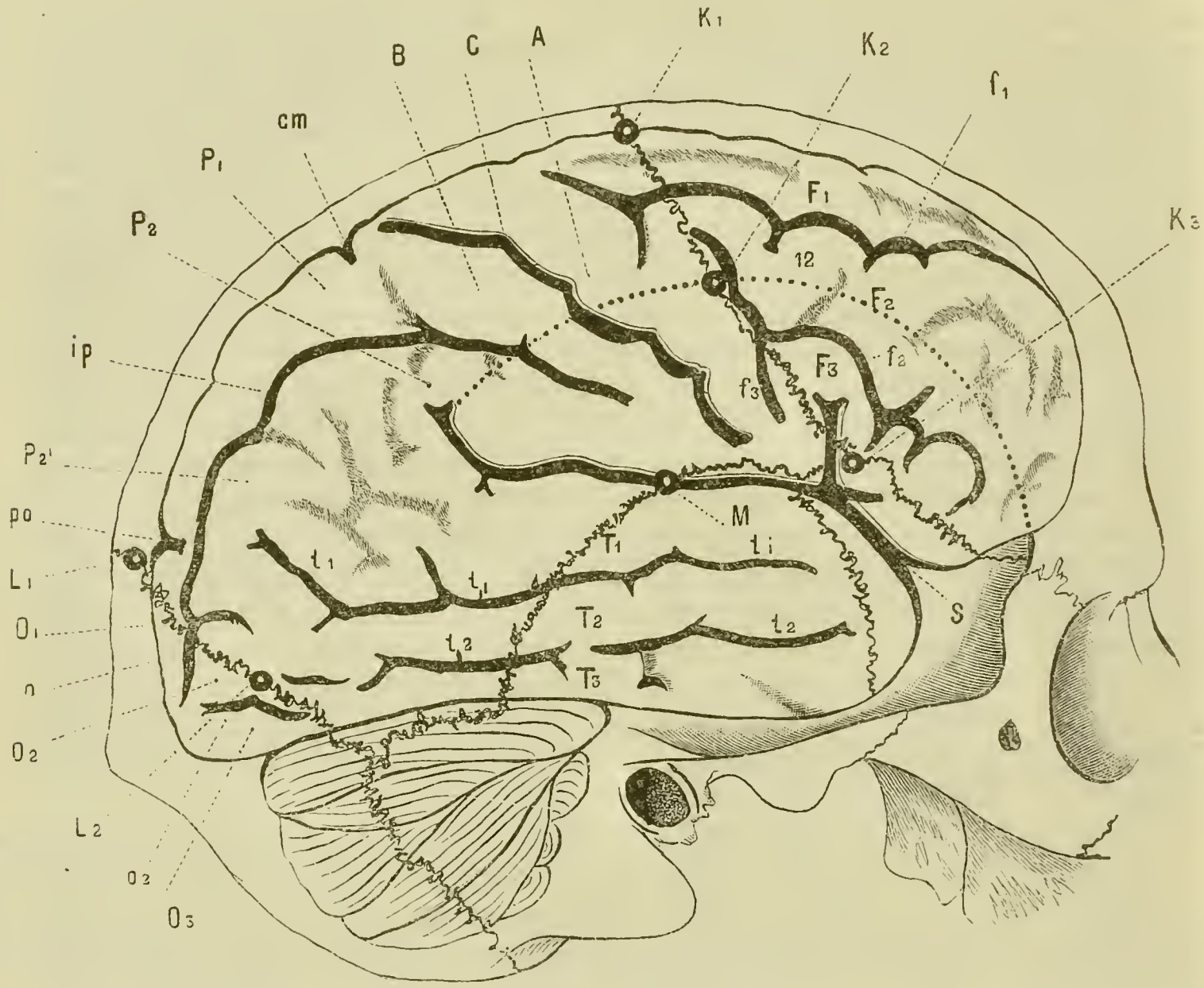
Bei Hemiplegischen hat auch die ungelähmte Körperseite an Kraft eingebüßt. Es erklärt sich diese Tatsache nicht allein daraus, daß einige Züge der Pyramidenbahnen auf derselben Körperseite verbleiben (pag. 664).

Die Pyramidenbahnen.

Von den motorischen Rindencentren aus verlaufen als Leitungsbahn die Pyramidenbahnen abwärts, ohne Unterbrechung bis zu den Vorderhörnern des Rückenmarks. Über die Lage der Pyramidenbahnen in den verschiedenen Abschnitten des Centralnervensystems s. pag. 723. Nach

Zerstörung der motorischen Regionen entarten die Pyramidenbahnen absteigend, Läsionen der Bahnen an irgend einer Stelle ihres Verlaufes haben natürlich dasselbe Resultat. Im Verlaufe der Entartung kann den gelähmten Muskeln ein gewisser Grad spastischer Steifigkeit und eine Steigerung der Reizbarkeit auf mechanische Reize (Sehnenreflexe)

Fig. 204.



Das Gehirn mit den Hauptwindungen und Furchen (nach *A. Ecker*) in seinem Lageverhältnis zur Schädelkapsel. — *S* die *Sylvii*sche Spalte mit ihrem senkrecht aufsteigenden, kurzen vorderen Schenkel und ihrem horizontal gerichteten, hinteren längeren Schenkel. — *C* die Centralfurche (Sulcus centralis, *Rolandos* Furche); — *A* vordere, — *B* hintere Centralwindung. — F_1 obere, F_2 mittlere, F_3 untere Stirnwindung. — — f_1 obere, f_2 untere, f_3 senkrechte Stirnfurche (Sulcus praecentralis). — — P_1 oberes Scheitelläppchen, — P_2 unteres Scheitelläppchen, und zwar P_2 Gyrus supramarginalis, — $P2^1$ Gyrus angularis. — — *ip* Sulcus interparietalis. — — *cm* Ende des Sulcus callosomarginalis. — O_1 erste, — O_2 zweite, — O_3 dritte Hinterhauptswindung. — *po* Fissura parieto-occipitalis, — *o* Sulcus occipitalis transversus. — o_2 Sulcus occipitalis longitudinalis inferior. — — T_1 erste, — T_2 zweite, — T_3 dritte Schläfenwindung. — t_1 erste, — t_2 zweite Schläfenfurche. — K_1—K_2—K_3 Punkte in der Kranznaht. — L_1—L_2 Punkte in der Lambdanaht.

eigen sein (vgl. pag. 668), welche wohl als ein irritatives Degenerationsphänomen aufzufassen sind. Weiterhin beobachtet man degenerative Veränderungen in den Ganglienzellen des Vorderhornes und hiervon abhängig Atrophie und Schwund der betreffenden Muskeln.

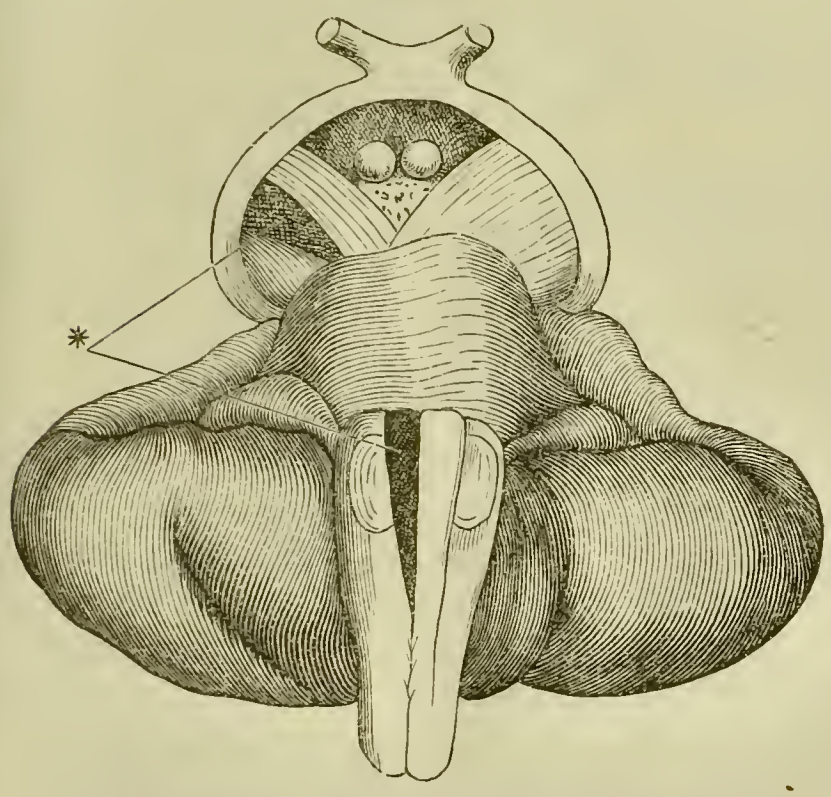
Nach Durchschneidung der Pyramidenbahn (beim Affen) zeigt sich konstant Schwund der Riesenpyramidenzellen im Gyr. centr. anterior; Rindenzellen anderer Regionen sind nicht verändert. Es ergibt sich auch hieraus mit Bestimmtheit, daß die Pyramidenbahn nur im Gyr. centr. anter. (nicht posterior), und zwar aus den Riesenpyramidenzellen entspringt (*Holmes* u. *Page May* [104]).

Die psychomotorischen Centra können auch durch geistige Erregungen teils in Tätigkeit versetzt (Mienenspiel, Lautgeberden, Gesten), teils durch starke psychische Erschütterungen gehemmt werden („vor Schreck gelähmt, — vor Furcht gebannt, — vor Trauer sprachlos etc."). — Bei Anregung von willkürlichen Bewegungen innerhalb einzelner Muskeln wird in der Rinde zugleich eine Hemmungsvorrichtung wirksam, welche die benachbarten Rindencentra in Untätigkeit versetzt. Ist diese Hemmung geschwächt, so kommt es zu nicht intendierten Mitbewegungen. So beobachtet man z. B. bei Kindern während der Schreibübungen Mitbewegungen am Munde *(Landois)*.

Lage der motorischen Rindencentra.

Zur Lokalisierung der einzelnen motorischen Partialcentren dienen gut beobachtete klinische Fälle. — 1. Das Centrum für die Bewegung des Beines liegt in der Umgebung des oberen Endes der *Rolando*schen Furche (Fig. 204, *C*) und im Lobulus paracentralis (Fig. 206, *AB*). — 2. Für die obere Extremität befindet sich das Centrum im mittleren Drittel der vorderen Centralwindung oder etwas tiefer (Fig. 204). Der Daumen und die Finger sollen nach *v. Bechterew*[105] ihr Centrum in der hinteren Centralwindung unter dem Centrum für die Oberextremität haben. 3. Am unteren Ende der vorderen Centralwindung ist das Facialiscentrum gelegen (Mund und unterer Teil desselben) (*Charcot* u. *Pitres*[106]). Das untere Drittel der vorderen (linken) Centralwindung und der angrenzende Fuß der 2. und 3. Frontalwindung enthält das (beiderseitige) Centrum des Trigeminus (Kaubewegung) (*Hirt*[107]). Der vordere Abhang der vorderen Centralwindung steht in Beziehung zum Hypoglossus (*Exner*[108]). Der vorderste unterste Teil des Gyrus centralis anterior scheint der Sitz der Aktion der Stimmbandspanner (*Déjérine*[109]) zu sein. — 4. Die Centra für die Rumpfmuskulatur liegen auf der Oberfläche der vorderen Centralwindung über den Centra der Oberextremität (*v. Bechterew*[105]). — 5. Ein Centrum für die Seitwärtsbewegung des Kopfes und der Augen befindet sich in dem hinteren Abschnitt der zweiten Frontalwindung (*v. Bechterew*[105], *zur Verth*[110]). Ein zweites Centrum für die äußeren Augenmuskeln soll im Gyrus angularis gelegen sein; wahrscheinlich handelt es sich dabei aber nur um ein unterhalb dieser Stelle in der weißen Substanz verlaufendes Leitungsbündel, das von der psychooptischen Sphäre herkommt und Erregungen für die reflektorische Bewegung von Kopf und Augen leitet (*Sahli*[111]).

Fig. 205.



Sekundäre Entartung der motorischen Leitungsbahnen im Pedunculus cerebri, Pons und in der Pyramide. Die mit * bezeichneten, schattierten Stellen sind die entarteten (nach *Charcot*).

Reizung der motorischen Regionen.

Werden die motorischen Centren durch krankhafte Prozesse gereizt — (hauptsächlich durch Hyperämien und Entzündungen auf syphilitischer Basis, selten durch Tuberkel, Tumoren, Cysten, Narben, Knochensplitter), so entstehen krampfhafte Bewegungen in den

betreffenden Muskelgruppen. Diejenigen, welche gewöhnlich beiderseits bewegt werden, scheinen so auch von einem Centrum erregt zu werden. Je nach ihrem Sitze werden diese Krämpfe als facialer, brachialer, cruraler usw. Monospasmus bezeichnet. Es können natürlich auch solche Krämpfe gleichzeitig mehrere Centren befallen. — Bei Operationen ist an Menschen mit freiliegender Hemisphärenoberfläche die Region der motorischen Centren von *Sciamanna*[112], *v. Bechterew*[113] u. a. erfolgreich elektrisch gereizt worden.

Monospasmen.

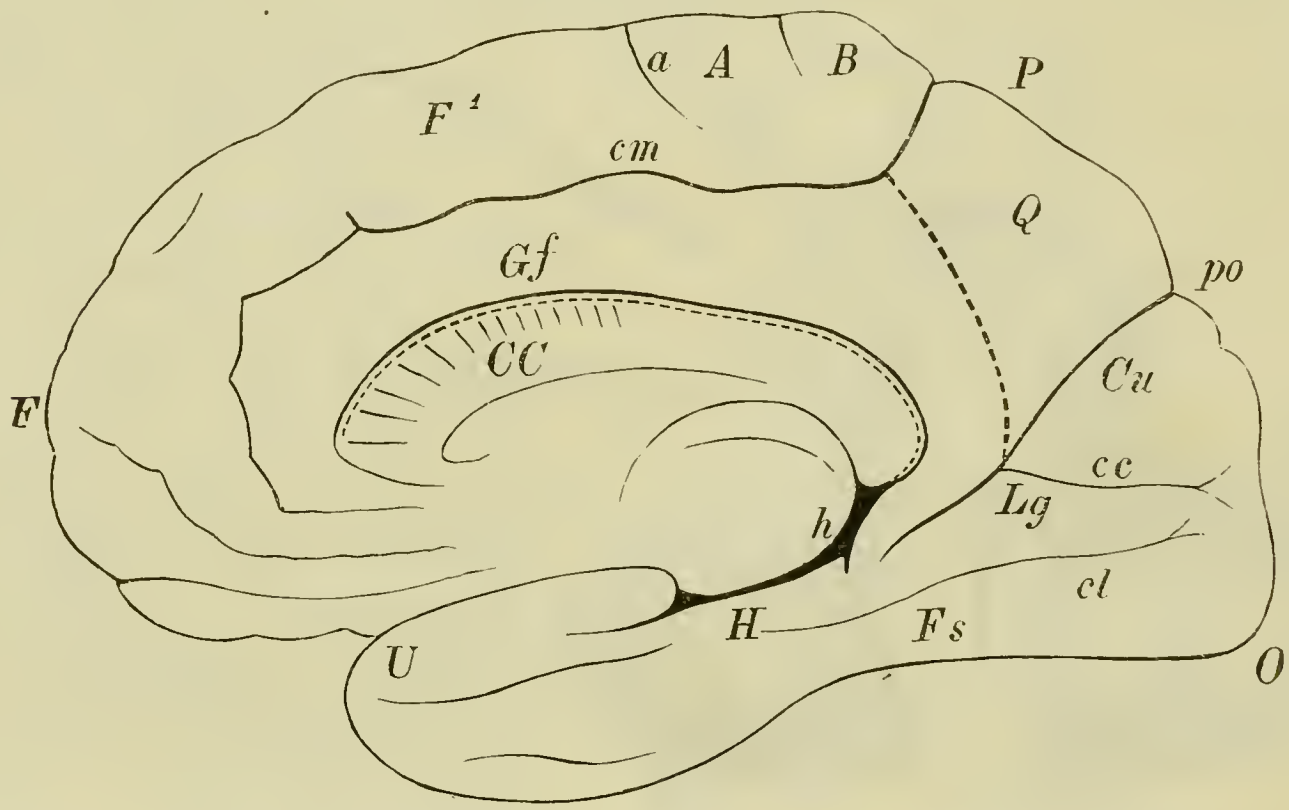
Cerebrale Epilepsie.

Bei sehr intensiver Reizung einer Seite können sogar bilaterale Krämpfe mit Suspension des Bewußtseins auftreten [„*Jackson*sche oder cerebrale Epilepsie (vgl. pag. 703)].

Thermisches Centrum.

Das von *Eulenburg* u. *Landois*[83] entdeckte corticale **thermische Centrum** für die Extremitäten ist zugleich an die Lokalisation der motorischen Punkte gebunden. Es liegen Beobachtungen vor, daß Verletzungen oder Entartungen dieser Stellen Ungleichheit der Temperatur beider Seiten nach sich gezogen haben. Nach längerem Bestehen einer Lähmung kann die anfangs höhere Temperatur der affizierten Glieder niedriger werden als die der

Fig. 206.



Ansicht der inneren Fläche des menschlichen Gehirns. — *CC* das durchschnittene Corpus callosum. — F^1 erste Stirnwindung, bei *a* an die vordere Centralwindung *(A)* grenzend; *B* hintere Centralwindung; zwischen *A* und *B* das mediale Ende der *Rolando*schen Spalte (*A B* Paracentrallöppchen genannt). — *Gf* Gyrus fornicatus, durch die Fissura callosomarginalis *(cm)* gegen die erste Stirnwindung und die Centralwindungen abgegrenzt. Die Fissura calloso-marginalis geht zwischen *B* und *P* (dem oberen Scheitellöppchen) aufwärts (siehe *cm* der Fig. 204). — *po* die Fissura parieto-occipitalis trennt den Occipitallappen *(O)* vom Parietallappen *(P)* (siehe *po* der Fig. 204). — *Q* Quadratlappen (Praecuneus oder Vorzwickel). — *Cu* Cuneus. — *cc* Fissura calcarina. — *Lg* Lobus lingualis (Gyrus occipitotemporalis medialis). — *Fs* Lobus fusiformis (Gyrus occipito-temporalis lateralis). — *H* Gyrus hippocampi. — *U* Gyrus uncinatus. — *h* Sulcus hippocampi. — [*F* Stirn-, — *P* Parietal-, — *O* Occipitallappen.]

gesunden (vgl. pag. 687). — Reizungen dieses Gebietes bringen auch Steigerungen des Blutdruckes hervor, z. B. bei epileptischen Krämpfen.

Bei der unter Entzündung der Hirnrinde verlaufenden allgemeinen progressiven Paralyse der Irren pflegt die Temperatur der Achselhöhle auf derselben Seite höher zu sein, welche der Sitz der Lähmungserscheinungen ist. — Handelt es sich umgekehrt um Konvulsionen, die durch entzündliche Reizung der Rindencentra bedingt sind, so ist während der Dauer derselben die Temperatur auf der contralateralen Seite um einige Zehntel niedriger. Werden umfangreiche Gefäßprovinzen paralysiert, so kann die Körpertemperatur sinken, z. B. bei Paralytikern bis auf 25° C.

II. Die sensoriellen Regionen oder Sinnescentren — sind die Stellen, an denen die bewußte Empfindung der sinnlichen Wahrnehmungen sich vollzieht. Daneben bilden sie auch das Substrat der sensorischen Vorstellungen und des sensorischen Gedächtnisses. — Jede Region besitzt einen besonderen charakteristischen histologischen Bau (*Ramón y Cajal*[34], *Brodmann*[28], *Campbell*[75]).

Die Sinnescentren sind nach *Flechsig*[114] ihrer Entwicklung nach primordiale, d. h. soweit dieselben bis zur Geburt angelegt sind, — und sekundäre, soweit sie in späterer Zeit ihren vollkommenen Ausbau mit ihren Verbindungen erhalten.

Sehcentrum.

1. Das psychooptische Centrum (Sehcentrum, Sehsphäre) — umfaßt in seiner primordialen Anlage bis zur Geburt die Lippen der Fissura calcarina (Fig. 206) und die 1. Occipitalwindung. In seiner sekundären Entwicklung umfaßt es weiterhin die gesamte Innenfläche des Hinterhauptslappens, an der Konvexität nur eine schmale Zone im Bereich der 1. Hinterhauptswindung und des Polus occipitalis (nicht jedoch die äußeren Occipitalgyri und den Gyrus angularis). Durch die *Gratiolet*sche Sehstrahlung ist das psychooptische Centrum mit den primären Endstätten des Opticus in Verbindung gesetzt (pag. 608).

Nach Entartung des corticalen Centrums (1. und 2. Occipitalwindung, Cuneus und Lobus lingualis) degenerieren die Faserzüge, welche den Occipitallappen verbinden mit dem Corpus geniculatum laterale, dem vorderen Vierhügel und dem Pulvinar des Thalamus, ferner diese Gebilde selbst und weiterhin der Ursprung des Tractus opticus dieser Seite (*v. Monakow*[77]).

Nach Exstirpation eines Auges — beim Menschen entarten centralwärts die in den N. opticus desselben eintretenden Fasern (*Gudden*[76]), also beim Menschen je die Hälfte der Fasern in jedem Tractus. Die Entartung geht bis zu den primären Opticuscentren in den Vierhügeln, Kniehöckern und Pulvinar, jedoch nicht in die Leitungsbahn bis zum psychooptischen Centrum (*Monakow*[77]) (vgl. pag. 708).

Optisches Wahrnehmungs- und Erinnerungsfeld.

Das psychooptische Centrum setzt sich aus zwei getrennten Rindenbezirken zusammen, dem optischen Wahrnehmungsfelde und dem optischen Erinnerungsfelde. In dem optischen Wahrnehmungsfelde werden die zugeleiteten optischen Reize in psychische Vorgänge umgesetzt, sie kommen hier als optische Wahrnehmungen zur bewußten Empfindung. In dem optischen Erinnerungsfelde, welches mit dem Wahrnehmungsfelde durch Associationsbahnen verknüpft ist, werden die Erregungen, welche ihm vom optischen Wahrnehmungsfelde zufließen, als Erinnerungsbilder niedergelegt, so daß sie nun einen dauernden psychischen Besitz bilden. Wird das Bild eines Gegenstandes, den wir früher schon gesehen haben, dem optischen Wahrnehmungsfeld zugeführt, so wird zugleich mit der Wahrnehmung desselben im optischen Erinnerungsfelde das dort von früher her abgelagerte Erinnerungsbild wachgerufen, und wir erkennen mit Hilfe desselben den Gegenstand als das, was er ist. Andrerseits können wir auch ohne gleichzeitige optische Erregung willkürlich im Erinnerungsfeld das Erinnerungsbild eines früher gesehenen Gegenstandes wachrufen und so denselben vorstellen. Im optischen Wahrnehmungsfeld vollzieht sich also das Wahrnehmen, im optischen Erinnerungsfeld das Erkennen und Vorstellen.

Projektion der Netzhaut auf die Rinde.

Nach klinischen Erfahrungen umgreift das optische Wahrnehmungsfeld die Rinde der oberen und unteren Lippe der Fissura calcarina und die Rinde der Tiefe dieser Fissur auf der Medianseite beider Hinterhauptslappen, und zwar entspricht jede Hemisphäre der gleichnamigen Retinahälfte (die linke Hemisphäre der linken Retinahälfte und umgekehrt) (vgl. § 260). Dabei korrespondiert die obere Lippe der Fissur mit dem oberen Quadranten, die untere Lippe mit dem unteren Quadranten, endlich die Tiefe der Fissur mit einer dem horizontalen Meridiane entsprechenden gürtelförmigen Zone der entsprechenden Netzhauthälfte (*Henschen*[115]). Es besteht also eine gesetzmäßige Projektion der peripheren Netzhaut auf die Rinde der Fissura calcarina, man kann

dieses Rindengebiet daher als corticale Netzhaut bezeichnen. — Bei den meisten Menschen scheint das maculäre Gebiet der Retina jedes Auges mit beiden Sehcentren (dem rechten und dem linken) in Verbindung zu stehen, und zwar wahrscheinlich dadurch, daß die zu den maculären Zapfen gehörigen Opticusfasern am Chiasma sich teilen und in je einen Tractus einen Fortsatz senden. Über die Lage des der Macula entsprechenden Rindenfeldes gehen die Ansichten noch auseinander; so verlegen *Sachs*[116], *Laqueur* u. *Schmidt*[117] dasselbe in den hintersten Abschnitt des Bodens der Fissura calcarina, *Henschen*[115] dagegen in die Gegend des Cuneus-Stiels. — Die Sehsphäre fällt mit einem histologisch wohl charakterisierten, scharf abgegrenzten und in der ganzen Säugetierreihe konstant nachweisbaren Gebiet der Großhirnrinde, der sog. Area striata, zusammen *(Brodmann*[28]*)* (vgl. pag. 707).

Zerstörung, Einseitige Zerstörung des optischen Wahrnehmungsfeldes bewirkt Ausfall der optischen Empfindungen auf der gleichseitigen Netzhauthälfte beider Augen: homonyme Hemianopsie (vgl. *Wilbrand*[118], *Stauffer*[119]); es fallen also die beiden Gesichtsfeldhälften der gegenüberliegenden Seite aus. Dem Erkrankten erscheint das ausgefallene halbe Gesichtsfeld nicht schwarz, sondern als nicht vorhanden (Ausfall der Gesichtsempfindung). In analoger Weise bewirken einseitige Reizungszustände Photopsien beider ungleichseitigen Gesichtsfeldhälften; [man sah auch Hemianopsie mitunter von Halluzinationen innerhalb der blinden Hälften begleitet].

Reizung des psychooptischen Centrums.

Doppelseitige Zerstörung der optischen Wahrnehmungsfelder macht total blind, Irritationen beider Centra haben im Gesamtgesichtsfelde das Auftreten von Licht- und Farbenerscheinungen oder Gesichtshalluzinationen zur Folge. Personen, welche durch eine periphere Erkrankung total erblindet sind, also objektives Licht überhaupt nicht mehr wahrzunehmen vermögen, können gleichwohl subjektive Lichtempfindungen haben, wenn irgend welche Erregungen das optische Wahrnehmungsfeld treffen.

Merkwürdigerweise erhält sich bei doppelseitiger Hemianopsie ein kleines centrales Feld der Sehtätigkeit (*Foerster*[120], *Groenouw*[121]).

Farbencentrum. Fälle von Hirnläsionen, in denen Raum und Lichtsinn völlig intakt, der Farbensinn allein jedoch vernichtet ist, deuten darauf hin, daß im Sehcentrum vielleicht das Farbensinncentrum besonders lokalisiert ist (*Steffan*[122]), eine endgültige Entscheidung dieser Frage ist zurzeit noch nicht möglich. Die alleinige Reizung des Farbencentrums hat das Auftreten von „Farbenhalluzinationen“ zur Folge, wie sie als farbige Aura bei Epilepsie beobachtet werden *(Aretaeus)*. Farbiges Sehen findet sich auch bei anderen Gehirnaffektionen, z. B. als Erythropie (*Mackenzie* 1832), selten sahen die Befallenen alles gelb oder blau oder violett. Manche Gifte erzeugen durch Einwirkung auf das cerebrale Farbencentrum dasselbe: Gelbsehen durch Santonin, Rotsehen durch Bilsenkraut, Violettsehen durch Haschisch. — Lähmung des Farbencentrums fand man nach Gehirnerschütterung und nach Einwirkung mancher Gifte: es tritt dauernde oder vorübergehende, totale oder partiale Farbenblindheit auf.

Gesichtshalluzinationen. Infolge krankhafter Erregungen des Sehcentrums kann es beim Menschen (meist bei Irren) zu völlig ausgeprägten Gesichtsphantasmen kommen. Berühmte Beispiele von Gesichtshalluzinationen liefern *Jeanne d'Arc, Cardanus, Swedenborg, Nicolai, Justinus Kerner, Hölderlin.* — „Das Gespenst und die Dämonen aller Zeiten, die göttliche Vision der Asceten“ — (Inanitionshalluzinationen bei Fastenden) —, „die Geistererscheinung des Magiers, das Traumobjekt und das Phantasiebild des Fiebernden und Irren sind eine und dieselbe Erscheinung“ (*Johannes Müller*[123]). — Es sind auch Fälle beobachtet worden, in denen nur auf einem Auge Halluzinationen vorhanden waren. Mitunter werden diese (z. B. beim Delirium tremens) vorwiegend ohne Farben, also grau, wahrgenommen.

Centrifugale Fasern in der Sehstrahlung. Vom optischen Wahrnehmungscentrum verlaufen in der Bahn der Sehstrahlung auch centrifugale Fasern zum Thalamus opticus und den vorderen Vierhügeln (also nicht über die motorische Zone) und von hier

zu den Kernen der Augenmuskeln. Durch diese Verbindung können bewußte Lichteindrücke vom optischen Wahrnehmungscentrum aus Augenbewegungen (assoziierte und Konvergenzbewegungen) sowie Drehungen des Kopfes auslösen: sobald ein im Gesichtsfelde peripher auftauchender Gegenstand unsere Aufmerksamkeit erregt, wenden wir den Bulbus und ev. den Kopf demselben zu und fixieren ihn mit beiden Augen. — Von der Rinde der Sehsphäre (aber auch von anderen Rindenstellen) aus können auch Bewegungen der Pupille, Erweiterung und Verengerung, hervorgerufen werden (vgl. pag. 710).

Das optische Erinnerungsfeld umfaßt das übrige Gebiet des Centrums außerhalb des optischen Wahrnehmungsfeldes (*Nothnagel*[124]). Seine Zerstörung erzeugt die Seelenblindheit: die Gegenstände werden zwar noch nach ihrer Form, Schattierung und Farbe deutlich und scharf gesehen (mittelst des optischen Wahrnehmungsfeldes), sie machen aber dem Patienten einen fremdartigen Eindruck, sie werden wegen des Unterganges ihrer Erinnerungsbilder nicht wieder erkannt. *Seelenblindheit.*

Eine besondere Form der Seelenblindheit ist die „Wortblindheit“ (Coecitas verbalis), welche darin besteht, daß der Erkrankte die Schriftzeichen nicht mehr erkennt (Alexie). Das Gebiet umfaßt nach *Flechsig*[114] den Gyrus supramarginalis und das Scheitelhöckerläppchen. *Wortblindheit.*

Je tiefer wir im Wirbeltierreich abwärts gehen, desto mehr verliert das Rindencentrum samt Corpus geniculatum laterale und Pulvinar, welche insgesamt für die höheren Vertebraten dem psychischen Sehen dienen, für den Sehakt an Bedeutung, während der vordere Vierhügel an Größe zunimmt und schließlich bei den Fischen das einzige Sehcentrum bildet. *Psychisches Sehen der Tiere,*

Beim Neugeborenen fehlt noch die Sehstrahlung zur Rinde hin, welche erst nach Wochen sich ausbildet. Es fehlt auch ihm also bis dahin die psychische Verwertung des Gesehenen, d. h. er ist zunächst noch rindenblind. Die tieferen Centren sind erst allein tätig und regen nur reflektorische Vorgänge an. Mit der Ausbildung des Rindencentrums geht weiterhin die Tätigkeit der tieferen Centra so sehr zurück, daß (sobald das Bewußtsein sich entwickelt hat) nunmehr nach der Zerstörung der psychooptischen Centren Blindheit eintritt. *des Neugeborenen.*

2. Das psychoakustische Centrum (Hörsphäre) — liegt beiderseits (gekreuzt) in den Schläfenwindungen, zumal in der Wurzel und dem hinteren Teile der 1., und verborgen in der Wand der Fossa Sylvii (*Flechsig*[114]). Seine totale Zerstörung macht taub, — partiale (linksseitige) Verletzung kann Seelentaubheit zur Folge haben. Das akustische Erinnerungsfeld, soweit in ihm die Erinnerungsbilder gesprochener Worte deponiert sind, steht in naher Beziehung zu den Vorgängen der Sprache; es ist das sensorische Sprachcentrum (vgl. pag. 719). Erkrankung desselben bewirkt Worttaubheit, Surditas verbalis oder cortieale sensorische Aphasie. *Wernicke*[125] fand in Fällen von Worttaubheit Erweichung in dem hinteren Drittel der 1. linken (!) Temporalwindung (T^1), *Naunyn*[126] bezeichnet das 3. und 4. Fünftel als die wirksame Stelle (Fig. 204). *Hörcentrum.* *Corticale Taubheit.*

Die durch Reizung des psychoakustischen Centrums auftretenden Gehörshalluzinationen treten meist im rechten Ohre auf, aber auch beiderseitig. Mitunter sind sie gleichzeitig auf beiden Ohren verschieden nach Inhalt und Charakter.

3. Nach *Flechsig*[114] umfaßt das psychoosmische Centrum oder die Riechsphäre den gesamten hinteren Rand der Basis des Stirnlappens und den basalen Teil des Gyrus fornicatus, den Uncus und einen Teil des benachbarten inneren Pols des Schläfenlappens. — Das psycho- *Geruchs-, Geschmackscentrum.*

geusische Centrum oder die Schmecksphäre vermutet *Flechsig*[114] im Bereich oder am Rand der Körperfühl- oder Riechsphäre.

Subjektive Geschmacks- oder Geruchsempfindungen bei Geisteskranken und Epileptischen *(Aretaeus)* werden von einer abnormen Erregung dieser Regionen abgeleitet; Zerstörung derselben wird entsprechenden Ausfall bedingen. Bei Neugeborenen scheint das Riechcentrum mit am ersten zu funktionieren *(Flechsig)*. Es entartet nach Zerstörung des Tractus olfactorius.

Gefühlscentrum.

4. Die Körperfühlsphäre (psychoästhetisches und psychoalgisches Centrum) — umfaßt im ganzen das Gebiet zwischen Fossa Sylvii bis zum Balken, welches die Centralwindungen, hauptsächlich die hintere, den Fuß aller Stirnwindungen, den Lobulus paracentralis und den Gyrus fornicatus zumal im mittleren Drittel einnimmt. Nach *H. Munk*[66] beherrscht der Stirnlappen das Gefühl des Rumpfes. — Die oberflächlichen Tastempfindungen und die Bewegungsgefühle leiden nach Zerstörung der Centralwindungen (*v. Bechterew*[105]), erhalten bleibt Schmerz-, Temperatur- und Druckgefühl. — Nach Zerstörung des Gyrus fornicatus und hippocampi ist teilweise das Tast-Temperaturgefühl und das Gemeingefühl verloren. — Zerstörungen gewisser Regionen (Gyrus marginalis) bringen es mit sich, daß die Erkrankten durch das Gefühl Gegenstände nicht mehr erkennen können.

Nach Beobachtungen von *Flechsig* u. *Hoesel*[127] scheint es, daß die motorische Region zugleich als sensorisches Centrum für den Muskelsinn und die Innervationsgefühle dient. Von anderer Seite wird das obere Scheitelläppchen (P_1) als Sitz der Lage- und Bewegungsempfindungen angesehen (*Redlich*[128]). Die Leitungsbahnen sollen dicht hinter den motorischen in der inneren Kapsel liegen. Es ist sehr beachtenswert, daß man beim Menschen einerseits alleinigen Verlust des Muskelgefühls oder der Bewegungsvorstellung gesehen hat, und andrerseits auch reine motorische Lähmung ohne Störung des ersteren.

Auf elektrische Reizung der Körperfühlsphäre bei einem trepanierten Menschen sah man Gefühlserregungen (Kribbeln) in peripheren Hautbezirken auftreten.

Auch irritative Störungen der Sensibilität kommen durch Rindenreizungen zustande; hierher gehören die Berührungs-, Bewegungs- und Organempfindungshallucinationen, die Empfindungen des Juckens, Prickelns, Brennens, die sich bis zur Schmerzhaftigkeit steigern können (bei Epileptischen und Hysterischen). Auch manche Fälle von Migräne, zumal die mit Epilepsie kombinierten, dürften auf Rindenreizung beruhen..

Erregung der psychosensoriellen Centra in der Epilepsie.

Bei Epileptischen fand man als Reizerscheinungen, die den Krampfanfall begleiteten, mitunter starke Erregungen der sensoriellen Centren, welche sich in exzessiven subjektiven Wahrnehmungen offenbarten (*Aretaeus*), oft verbunden mit psychischen irritativen Störungen (z. B. Auftreten bestimmter Gedanken). Solche Erregungen können sogar ohne begleitende Krämpfe auftreten als sog. „sensitive Epilepsie“, sie können auch partiell, d. h. einseitig und auf einzelne Empfindungen beschränkt sein, im letzteren Falle ohne Verlust des Bewußtseins.

Über den Verlauf der sensiblen und sensoriellen Leitung bis zur Großhirnrinde s. pag. 722 und 724. Verletzungen dieser Bahnen bewirken Gefühllosigkeit der kontralateralen Körperhälfte sowie kontralateralen Verlust des Gehörs, des Geruchs und Geschmackes und Hemianopsie.

Ob die Organempfindungen, Empfindungen innerer Vorgänge, verknüpft mit Lust oder Unlust in der Hirnrinde oder vielmehr im Mittelhirn lokalisiert sind, ist unentschieden (*Flechsig*[114]).

III. Rindencentra für höhere psychische Funktionen. — A. Die Rindencentra der Sprache. Hauptsächlich durch sorgfältige Beobachtung der central bedingten Störungen der Sprache (Aphasie) ist man zu den folgenden Vorstellungen über die Vorgänge, die zum Zustandekommen der Sprache notwendig sind, und ihre Lokalisation in der Rinde, gekommen (*Wernicke*[125], *Lichtheim*[129], *v. Monakow*[130]). Man hat zunächst ein sensorisches und ein motorisches Sprachcentrum zu unterscheiden. — *Rindencentra der Sprache.*

a) Das sensorische, akustische Sprachcentrum oder das Wortklangbildcentrum, Centrum des Sprachverständnisses. Wenn jemand sprechen hört, so werden die akustischen Erregungen auf der Bahn des N. acusticus zunächst zu dem psychoakustischen Centrum auf der Hirnrinde (vgl. pag. 717) geleitet; hier findet die bewußte Gehörswahrnehmung statt. Im Anschluß an die bewußte Gehörswahrnehmung wird nun ein Erinnerungsbild des gehörten Wortes, ein Wortklangbild an einer besonderen Stelle (getrennt von dem akustischen Wahrnehmungsfeld, vgl. pag. 717) deponiert: die Stelle dieser Wortklangbilder ist das sensorische Sprachcentrum. Mit Hilfe dieser Wortklangbilder erkennen wir ein Wort, welches wir hören und schon früher gehört haben, als das wieder, was es ist, andrerseits sind wir imstande, diese Wortklangbilder in uns erklingen zu lassen, auch wenn nicht zu uns gesprochen wird, d. h. uns das gehörte Wort vorzustellen. — Das sensorische Sprachcentrum ist in der hinteren Hälfte der linken ersten Schläfenwindung gelegen. *Sensorisches Sprachcentrum.*

b) Das motorische Sprachcentrum (*Broca*sches Centrum), das Centrum für die Bewegungsvorstellungen der gesprochenen Worte. Von dem Centrum aus verläuft die sog. centrale Sprachbahn zu den beiderseitigen Rindencentren der beim Sprechen benutzten Muskeln. Wenn wir sprechen, so werden von dem motorischen Sprachcentrum aus die Impulse zu den Rindencentren der einzelnen Sprachmuskeln sofort in derjenigen Coordination, wie es zum Zustandekommen des gesprochenen Wortes notwendig ist, nach einer in dem motorischen Sprachcentrum deponierten Bewegungsvorstellung des gesprochenen Wortes abgegeben. — Das motorische Sprachcentrum ist in der linken untersten Stirnwindung gelegen (*Broca*[131], 1861). *Motorisches Sprachcentrum.*

Das sensorische und motorische Centrum ist nur auf einer Seite des Gehirnes, nämlich auf der linken Hemisphäre, gelegen. Gerade so deutet auch die Rechtshändigkeit der meisten Menschen auf eine feinere Ausbildung der motorischen Apparate der Oberextremität in der linken Hemisphäre; denn die Menschen mit ausgebildeter Rechtshändigkeit sind offenbar linkshirnig (vgl. *Merkel*[132], *Gaupp*[133]). Bei Linshändern sollte man daher das umgekehrte Verhalten erwarten, in der Tat sah man bei Linkshändigen Aphasie nach Läsion der rechten Hemisphäre (vgl. *E. Weber*[134]). *Rechtshändigkeit.*

Untersuchungen an Gehirnen bedeutender Männer haben ergeben, daß diese sich von den geistig niedriger stehenden durch eine größere Ausdehnung und eine weniger einfache Form der dritten Stirnwindung unterscheiden. Bei Taubstummen ist sie sehr einfach; Mikrocephalen und Affen besitzen nur ein Rudiment derselben.

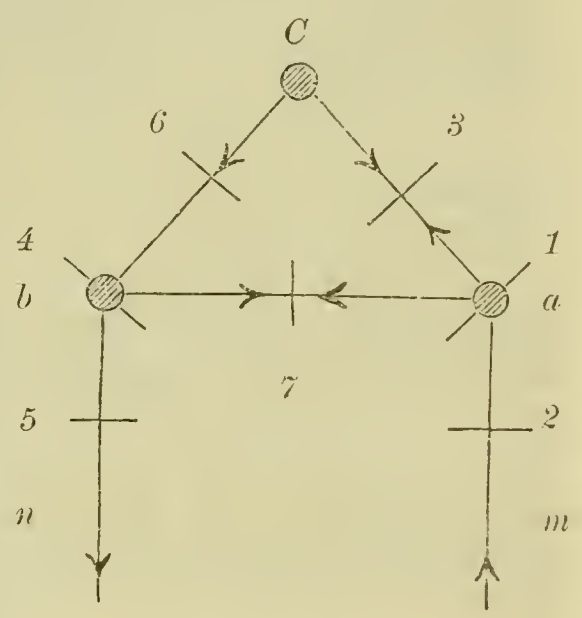
Wenn ein Kind sprechen lernt, so werden ihm zunächst Worte vorgesprochen. Diese erzeugen auf dem Wege über den Acusticus und das akustische Wahrnehmungsfeld (in Fig. 207 durch die Bahn *m* angedeutet) Erinnerungsbilder der gesprochenen Worte in dem sensorischen Sprachcentrum (Fig. 207 *a*). Durch eine Verbindungsbahn zwischen dem sensorischen *(a)* und dem motorischen Sprachcentrum *(b)* wird dieses dann in Tätigkeit gesetzt, und es entstehen hier (nach zahlreichen mißlungenen Versuchen des Nachsprechens) die Bewegungsvorstellungen der gesprochenen

Worte, die auf dem Wege über die Rindencentra der Sprachmuskeln und die motorischen Nerven (Bahn *n*) zum Nachsprechen des Wortes führen. Das Kind kann jetzt auf dem Wege *m, a, b, n* ihm vorgesprochene Worte mechanisch nachsprechen; es verbindet aber noch keine Begriffe mit dem, was es hört oder nachspricht. Allmählich erst lernt das Kind, mit den Worten Begriffe zu verbinden. Unter einem Begriff verstehen wir die Gesamtheit der Einzelvorstellungen, die mit einem Worte verbunden sind. Diese Einzelvorstellungen gehören regelmäßig verschiedenen Sinnesgebieten an; sie sind daher auch an verschiedenen Stellen der grauen Rinde lokalisiert. So setzt sich z. B. der Begriff „Rose“ zusammen aus optischen Vorstellungen der Form und Farbe, Geruchsvorstellungen des Duftes der Rose, taktilen Vorstellungen usf. Der Begriff eines Wortes kann daher niemals an einer Stelle der grauen Rinde niedergelegt sein, ebensowenig kann es ein örtlich begrenztes „Begriffscentrum“ geben. Es ist daher nur eine schematische Vereinfachung, wenn in Fig. 207 die Verbindung von Begriffen mit den akustischen und motorischen Wortvorstellungen dadurch ausgedrückt wird, daß das sensorische und motorische Sprachcentrum durch Leitungsbahnen mit einem „Begriffscentrum“ *C* in Verbindung gesetzt sind; in Wirklichkeit muß man sich die beiden Centra mit allen den Stellen der grauen Rinde in Verbindung gebracht vorstellen, in denen Teilvorstellungen einzelner Begriffe vorhanden sind. Nach Ausbildung der Begriffe vollzieht sich also das Verstehen gesprochener Worte auf der Bahn *m, a, C;* das Sprechen auf Grund vorhandener Begriffe auf der Bahn *C, b, n;* endlich ist auch noch möglich das verständnislose Nachsprechen vorgesprochener Worte (etwa der Worte einer uns unbekannten Sprache) auf der Bahn *m, a, b, n*. Es muß jedoch noch besonders betont werden, daß für das selbständige Sprechen die Bahn *C, b, n* allein nicht genügt; es muß auch die Bahn *C, a, b* intakt sein. Wir lassen nämlich beim Sprechen regelmäßig die Klangbilder der von uns gesprochenen Worte nebenher in *a* miterklingen und kontrollieren so, was wir sprechen. Störungen in der Bahn *C, a, b* bedingen daher das Symptom der Paraphasie: die Worte werden beim Sprechen verwechselt. Zum normalen Sprechen ist also das normale Funktionieren des gesamten centralen Sprachapparates notwendig: des sensorischen und motorischen Sprachcentrums und der Leitungsbahnen, die diese Centra untereinander, mit den Stellen der grauen Rinde, an denen die Teilvorstellungen der Begriffe deponiert sind, und endlich mit dem akustischen Wahrnehmungscentrum einerseits, den Centren der Sprachmuskeln andrerseits verbinden.

Begriffsbildung.

Paraphasie.

Fig. 207.



Schema der centralen Innervation der Sprache.

Pathologisches. — Die Störungen der Sprache, welche durch Erkrankungen der centralen Teile des Sprachapparates bedingt sind, werden als Aphasien bezeichnet; im Gegensatz dazu heißen Störungen, welche durch Erkrankungen im Verlaufe der Bahnen von den Centren der Sprachmuskeln auf der Rinde zu den motorischen Kernen der Sprachmuskeln bedingt sind, Anarthrien. Je nachdem die Erkrankung die sensorische oder motorische Seite des centralen Sprachapparates betrifft, unterscheidet man sensorische oder

Aphasie.

motorische Aphasie; hat die Störung das Centrum selbst getroffen, so entsteht corticale sensorische (1 in Fig. 207) oder corticale motorische (4 in Fig. 207) Aphasie; hat die Läsion die Leitungsbahnen zu dem sensorischen, resp. von dem motorischen Centrum getroffen, so entsteht subcorticale sensorische (2) resp. subcorticale motorische (5) Aphasie: hat endlich die Läsion die Leitungsbahnen zwischen den Centren und dem „Begriffscentrum" getroffen, so entsteht transcorticale sensorische (3) resp. transcorticale motorische (6) Aphasie. Unterbrechung der Leitungsbahn zwischen den beiden Centren bewirkt die sog. Leitungs- oder Verbindungsaphasie (7). Die bei den verschiedenen Formen der Aphasie beobachteten Symptome, auf die hier nicht weiter eingegangen werden kann, lassen sich nach dem Schema der Fig. 207 ableiten. Hier sollen nur die Symptome bei den beiden corticalen Aphasien aufgeführt werden: a) corticale sensorische Aphasie: Aufgehoben ist das Sprachverständnis und das Nachsprechen; erhalten ist das selbständige Sprechen, doch erfolgt dies mit Paraphasie (vgl. pag. 719); b) corticale motorische Aphasie: Aufgehoben ist das selbständige Sprechen und das Nachsprechen; erhalten ist das Sprachverständnis.

Centrale Innervation des Lesens und Schreibens.

B. Centrale Innervation des Lesens und Schreibens. — Beim Lesen- und Schreibenlernen werden zunächst optische Erinnerungsbilder der Schriftzeichen in einem bestimmten Bezirk des optischen Erinnerungsfeldes (pag. 717) niedergelegt. Von hier aus gehen Leitungsbahnen, welche Verbindungen herstellen: 1. mit dem sensorischen Sprachcentrum, so daß die optischen Erinnerungsbilder der Buchstaben und geschriebenen Worte mit den Erinnerungsbildern der gesprochenen Laute und Worte und durch Vermittelung des sensorischen Sprachcentrums mit dem „Begriffscentrum", sowie mit dem motorischen Spracheentrum assoziiert sind; — 2. mit einem motorischen Schreibcentrum, von dem die Leitungsbahnen für die beim Schreiben auszuführenden Bewegungen ausgehen.

Agraphie, Alexie.

Pathologisches. Störungen im Schreiben (Agraphie) und Lesen (Alexie) verbinden sich in vielfältiger Weise mit Aphasie, je nach der Stelle des centralen Apparates, der durch die Krankheit betroffen ist. — Es gibt auch Störungen in dem musikalischen Auffassungs- und Darstellungsvermögen: Amusie, in der Geberdensprache: Amimie usw.

IV. Assoziationscentra. — Im Gehirn des Menschen erhalten die physiologisch gleichwertigen Fasersysteme annähernd gleichzeitig ihre Markscheiden. Auf Grund dieser Tatsache (myelogenetische Methode vgl. pag. 661) unterscheidet *Flechsig*[114] auf der menschlichen Großhirnrinde 36 getrennte Felder. Diese Felder ordnen sich in 3 Gruppen: a) Primordialgebiete, die bei der normalen Geburtsreife bereits ihre Markumhüllung besitzen, — b) Intermediärgebiete, die im ersten extrauterinen Lebensmonat sich mit Mark umhüllen, — c) Terminalgebiete, bei denen die Ummarkung später (vom 2. Lebensmonat an) beginnt. Die Primordialgebiete decken sich alle mit den verschiedenen Sinnessphären, sie sind ausgezeichnet durch reichliche Ausbildung von Stabkranzfasern, Radiärfasern, Projektionsfasern, welche eben die Sinnesleitungen vorstellen; *Flechsig* bezeichnet sie danach auch als Projektionscentren und verlegt in sie die primären Sinneseindrücke und die Bewegungsmechanismen. Die Terminalgebiete dagegen besitzen wenig oder gar keine Stabkranzfasern, sie sind aber durch reichliche Assoziationsfasern mit den an Stabkranzfasern reichen Bezirken verbunden; *Flechsig* bezeichnet sie daher als Assoziationscentren und verlegt in sie die höheren, geistigen Verrichtungen, d. h. die Zusammenfassung der Funktionen der Sinnescentren zu höheren Einheiten: Koagitations- oder Denkorgane. *Flechsig* unterscheidet ein temporales, parietales, frontales und insuläres Assoziationscentrum. Bei doppelseitiger Zerstörung der Assoziationscentren sollen sich stets Intelligenzdefekte zeigen.

Projektionscentren.

Assoziationscentren.

In Übereinstimmung mit *Flechsigs* Annahme eines frontalen Assoziationsfeldes steht die schon früher ausgesprochene Auffassung einer Reihe

Bedeutung des Stirnhirns. von Autoren (*Hitzig*[135], *Goltz*[4] u. a., vgl. *Kalischer*[136]), daß das Stirnhirn überhaupt ein Organ für höhere geistige Tätigkeit (abstraktes Denken, aber auch moralische Leistungen) sei. Erworbene oder angeborene Defekte des Stirnhirns sollen Schwäche der Intelligenz und Idiotismus (ohne motorische und sensible Störungen) bewirkt haben.

Es werden jedoch sowohl die *Flechsig*schen Assoziationscentren überhaupt, als auch die Annahme von der besonderen Bedeutung des Stirnhirns für die höheren geistigen Vorgänge von anderer Seite (*Munk*[137], *v. Monakow*[138] u. a.) bestritten.

Topographische Bestimmung der Hirnregionen am unverletzten Kopfe. **Lage der Hirnregionen im Schädel.** — Um sich über die Lage der Hauptfurchen und Windungen am unverletzten Kopfe zu orientieren, sind in Fig. 204 nach *Broca* verschiedene Orientierungspunkte vermerkt. K_1 K_2 K_3 sind Punkte in der durch die Haut durchfühlbaren Kranznaht. K_1 liegt (zur Vermeidung des Sinus longitudinalis) 15 *mm* seitlich von der Medianlinie der Kranznaht. K_2 ist der Kreuzungspunkt der Kranznaht und Schläfenlinie. Bei K_3 trifft die Kranznaht den oberen Rand des großen Keilbeinflügels. L_1 und L_2 liegen in der Lambdanaht, und zwar L_1 15 *mm* seitlich von der höchsten Spitze und L_2 in der Mitte des hinteren Randes des Scheitelbeines. — M entspricht dem höchsten Punkte des Bogens der Schuppennaht. — Zieht man nun von den Punkten K_1 K_2 K_3 horizontale Linien nach hinten hin, so liegt beim Erwachsenen die zur Orientierung so wichtige Centralfurche *(C)* in ihrem oberen Ende gegen 45 *mm*, in ihrem unteren Ende etwa 30 *mm* hinter der Kranznaht. Die Bifurkation der großen Fossa Sylvii trifft man 4—5 *mm* hinter K_3; ihr vorderer Ast läuft dann parallel der Kranznaht, ihr hinterer Ast zieht durch den Punkt M. — Die Fissura parieto-occipitalis *(po)* liegt ziemlich genau in der Lambdanaht. Das Tuber frontale bildet die Grenze zwischen Gyrus frontalis I. und II. Das Tuber parietale deckt den Gyrus supramarginalis.

292. Die Leitungsbahnen des Großhirns.

Assoziationsfasern. Die Leitungsbahnen des Großhirns, welche die weiße Masse der Großhirnhemisphären bilden, zerfallen in drei Gruppen: — I. Assoziationsfasern, welche einzelne Bezirke der grauen Rinde einer Hemisphäre miteinander verbinden. Sie ziehen entweder nur von einer Windung zur benachbarten, oder auch zu einer entfernteren oder endlich von einem Lappen zum andern. Sie bilden die anatomische Grundlage für die Assoziationsvorgänge (vgl. pag. 721). — II. Commissurenfasern, welche die beiden Hemisphären miteinander verbinden. Es sind drei Hauptbahnen: 1. die vordere Commissur zwischen den beiderseitigen Riechapparaten; 2. das Psalterium (Commissura hippocampi) zwischen den Ammonswindungen; 3. der Balken zwischen den übrigen Bezirken der beiden Halbkugeln. — III. Stabkranzfasern, welche das Großhirn mit den anderen caudalwärts gelegenen Teilen des Centralnervensystems verbinden, nämlich — 1. mit dem Thalamus opticus. Von der gesamten Rinde aus verlaufen Fasern zum Thalamus und ebenso vom Thalamus zur Rinde (vgl. § 293. II). Näher bekannt hinsichtlich der Funktion ist von diesen Bahnen diejenige, welche den ventralen Thalamuskern mit der Rinde (mit den Fühlsphären) verbindet; sie stellt dar die Fortsetzung der sensiblen Bahn aus Rückenmark und Medulla oblongata, welche im ventralen Thalamuskern endet, zur Rinde (vgl. pag. 724) — und die Sehstrahlung, welche die Rinde des Hinterhauptslappens mit den primären Opticusendstätten (Pulvinar des Thalamus, Corpus geniculatum laterale und vorderer Vierhügel) verbindet (vgl. pag. 607). — 2. mit dem Mittelhirn. Hierzu gehören Bahnen, welche den vorderen Vierhügel als eine der primären Opticusendstätten mit der Rinde verbinden, also noch zur Sehstrahlung gehören — und Bahnen, welche den hinteren Vierhügel und das Corpus geniculatum mediale, die Endstätten der Acusticus-(Cochlearis-) Bahn mit dem psychoakustischen Centrum auf der Rinde des Schläfenlappens verbinden: centrale Hörbahn (vgl. pag. 624). — 3. mit der Brücke. Fasern verlaufen aus der Hirnrinde durch die Capsula interna und den Fuß des Pedunculus cerebri zu den Ganglien der Brücke; und zwar verlaufen die Fasern aus dem Stirnlappen durch den vorderen Schenkel der Capsula interna und den medialen Teil des Hirnschenkelfußes, die Fasern aus Hinterhaupts- und Schläfenlappen durch den hinteren Schenkel der Capsula interna und den lateralsten Teil des Hirnschenkelfußes. Von den Ganglien der Brücke aus verlaufen dann durch die mittleren Kleinhirnschenkel (Brückenarme) Fasern zum Kleinhirn; dadurch ist eine indirekte Verbindung zwischen Großhirn und Kleinhirn gegeben (vgl. § 294). — 4. mit der Medulla oblongata und dem Rückenmarke. Fasern, welche aus den motorischen

Commissurenfasern.

Stabkranzfasern.

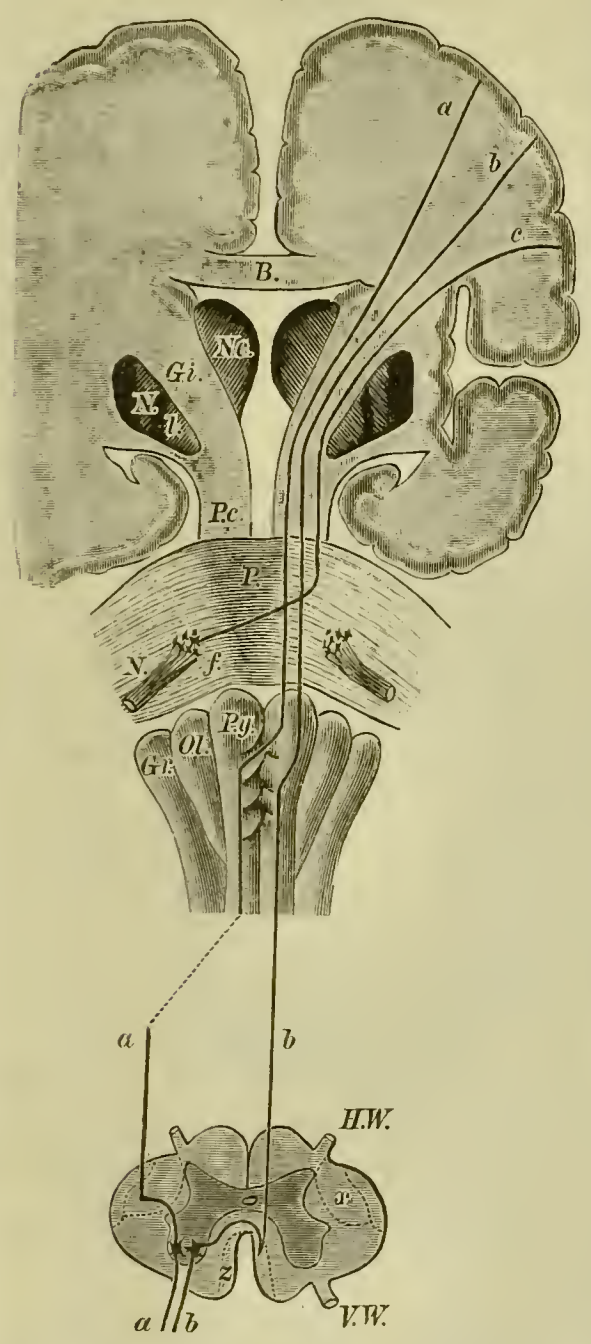
Regionen der Großhirnrinde entspringen, verlaufen ohne Unterbrechung zu den motorischen Kernen in der Medulla oblongata und in den Vorderhörnern des Rückenmarks: Bahn der willkürlichen Bewegung, Pyramidenbahn.

Physiologisch und klinisch von besonderem Interesse ist der Verlauf der Bahnen der willkürlichen Bewegungen und der Bahnen des bewußten Gefühls; dieselben werden im folgenden im Zusammenhange dargestellt.

Bahn der willkürlichen Bewegungen.

A. Verlauf der Bahnen der willkürlichen Bewegungen; „psychomotorische" oder „corticomuskuläre" Leitung, Pyramidenbahn (Fig. 208). — Von den motorischen Regionen der Großhirnrinde aus (§ 288, 291, I) verlaufen die Bahnen (Fig. 208, *a b c*) durch die vorderen zwei Drittel des hinteren Schenkels der Capsula interna *(Gi)* (vgl. Fig. 209, 210), sodann durch den Pes des Pedunculus cerebri (Fig. 205), und zwar durch den mittleren Teil der unteren, freien Cirumferenz des Fußes, weiter durch die gleichseitige Brückenhälfte *(P)* bis in die Pyramide *(Py)* des verlängerten Markes. Hier treten die meisten Fasern durch die Decussatio pyramidum auf die entgegengesetzte Seite über und verlaufen abwärts im Seitenstrange (Pyramidenseitenstrangbahn, *a)* bis zu dem Niveau des Rückenmarkes, aus welchem die willkürlich zu erregende vordere Wurzel *(a)* hervortritt. Hier endet die Leitung an den Ganglienzellen des Vorderhorns, von denen dann als Achsencylinderfortsätze die Fasern der vorderen Wurzel ausgehen. Die größte Zahl der in den Pyramiden gekreuzten Fasern führt zu den motorischen Nerven der Extremitäten. — Eine geringere Anzahl von Fasern (die lateralen, Fig. 208 *b*) kreuzt sich jedoch in den Pyramiden nicht, sondern verläuft auf derselben Seite in dem Vorderstrang des Rückenmarks abwärts (Vorderstrangpyramidenbahn, *b*, *z*). Diese Fasern treten jedoch weiter unten im Rückenmark zum Teil ebenfalls auf die gekreuzte Seite über, und zwar durch die vordere weiße Commissur hindurch, und verbinden sich hier mit den Ganglienzellen des Vorderhorns. Ein Teil dieser ungekreuzten Fasern scheint jedoch bis zu ihrer Endigung an den Ganglienzellen des Vorderhorns auf derselben Seite zu bleiben. Sie dienen vielleicht der Innervation derjenigen Rumpfmuskeln, welche (wie die Atem-, Bauch- und Dammuskeln) stets beiderseits in Tätigkeit gesetzt zu werden pflegen (vgl. pag. 664).

Fig. 208.



Verlauf der Bahnen für die willkürliche Bewegung. *a*, *b* Bahnen der motorischen Körpernerven, *c* Bahn des Facialis. — *B* Balken, — *N. c.* Nucleus caudatus, — *G. i.* Capsula interna, — *N. l.* Nucleus lentiformis, — *P* Pons, — *N. f.* Ursprungskern des Facialis, — *Py* Pyramide mit der Decussatio, — *O. l.* Olive. — *G. r.* Corpus restiforme, — *H. W.* hintere Wurzel, — *V. W.* vordere Wurzel, — *x* Pyramiden-Seitenstrangbahn, — *z* Pyramiden-Vorderstrangbahn.

Bahn zu den Kernen der motorischen Hirnnerven.

Auch die motorischen Hirnnerven haben natürlich auf der Rinde der Großhirnhalbkugeln ihr willkürliches Erregungscentrum (§ 288, 291, I).

Von hier aus ziehen die Bahnen ebenfalls durch die Capsula interna und den Pes des Großhirnschenkels, wo sie vor (im vordersten Teil des hinteren Schenkels der Capsula interna, direkt am Knie) und innen von den Pyramidenbahnen liegen. Sodann ist ihr Verlauf gegen ihre Ursprungskerne hin gerichtet. In Fig. 208 ist *c* der Verlauf der Leitung des N. facialis zu seinem Ursprungskern. Die Bahn für den N. hypoglossus läuft mit der Pyramidenbahn, der Nerv verhält sich so wie eine vordere Wurzel eines Spinalnerven.

Bahn des bewußten Gefühls.

B. Verlauf der Bahnen des bewußten Gefühls. — Die sensiblen Reize werden auf der Bahn der hinteren Wurzel der Spinalnerven (§ 271) zum Rückenmark geleitet. Im Rückenmark verlaufen die sensiblen Fasern dann weiterhin in zwei getrennten Leitungsbahnen (vgl. § 278): 1. ein Teil der Fasern der hinteren Wurzel verläuft ohne Unterbrechung im Hinterstrang derselben Seite aufwärts: direkte aufsteigende Hinterstrangsbahn (Fig. 198, *1* u. *2*), bis zum *Goll*schen und *Burdach*schen Kern (N. funiculi gracilis et cuneati) der Medulla oblongata, wo die Fasern zunächst ihr Ende finden. Von den Ganglienzellen dieser Kerne aus verläuft dann die Fortsetzung dieser Bahn in die Schleife oder Olivenzwischenschicht (Fig. 198, *L*) (dorsal von den Pyramiden gelegen) der gekreuzten Seite (andere Fasern gelangen zum Kleinhirn).

2. Ein anderer Teil der Fasern der hinteren Wurzel endet bald nach dem Eintritt in das Rückenmark an den Ganglienzellen der grauen Substanz des Hinterhorns (Hinterhornrest, pag. 648), (Fig. 198, *3* u. *4*). Von hier aus verläuft die Fortsetzung der Bahn: die sekundäre centripetale Leitungsbahn (pag. 666) auf die andere Seite hinüber und im Vorder- (Fig. 198, *4*) und Seitenstrange (Fig. 198, *3*) aufwärts bis zur Medulla oblongata, wo sie in der Schleife *(L)* mit den unter 1. beschriebenen Fasern wieder zusammentrifft. Es liegt dann also in der Schleife die gesamte sensible Leitung (gekreuzt) vereinigt: die Kreuzung hat entweder in der Medulla oblongata (1) oder schon im Rückenmark (2) stattgefunden.

Von der Medulla oblongata aus verläuft die sensible Leitung weiter durch dieselbe Seite der Brücke — dann durch die Haube des Pedunculus cerebri zum Thalamus opticus, wo wiederum sämtliche Fasern der Bahn eine Unterbrechung erleiden. Von hier aus verläuft endlich die Bahn durch das hintere Drittel des hinteren Schenkels der Capsula interna zur Rinde des Großhirns, zur Körperfühlsphäre (pag. 709, 718).

In der Capsula interna liegen hinter den Pyramidenbahnen erst die Bahnen für den Muskelsinn, dann für die Hautsensibilität, endlich die Sehbahnen (*Redlich*[128]).

Die sämtlichen Fasern, welche das Rückenmark mit der grauen Rinde des Großhirns verbinden, centrifugale wie centripetale, erleiden also auf diesem Verlaufe [in der Regel (!)] eine vollständige Kreuzung. Daher ist beim Menschen Folgezustand einer destruktiven Affektion einer Hemisphäre zumeist die vollkommene Lähmung und Aufhebung der Empfindung der entgegengesetzten Körperseite.

Nur in den allerdings nicht seltenen Fällen, in denen das Leiden (etwa durch Druck, Entzündung usw.) die an der Basis liegenden Gehirnnerven selbst in Mitleidenschaft gezogen hat, kommen noch Lähmungen und Anästhesien an derselben Kopfseite zur Beobachtung.

Alternierende Hemiplegie.

Gubler[139] sah bei einseitigen Verletzungen der Brücke Lähmung des Facialis auf derselben Seite, jedoch Lähmung der entgegengesetzten Körperhälfte. Hieraus schloß er, daß die Rumpfnerven unterhalb der Brücke, die Facialisfasern innerhalb der Brücke sich kreuzen müssen. Diese seltenen Fälle nennt man „alternierende Hemiplegie". Die Fig. 208 erläutert diese Verhältnisse.

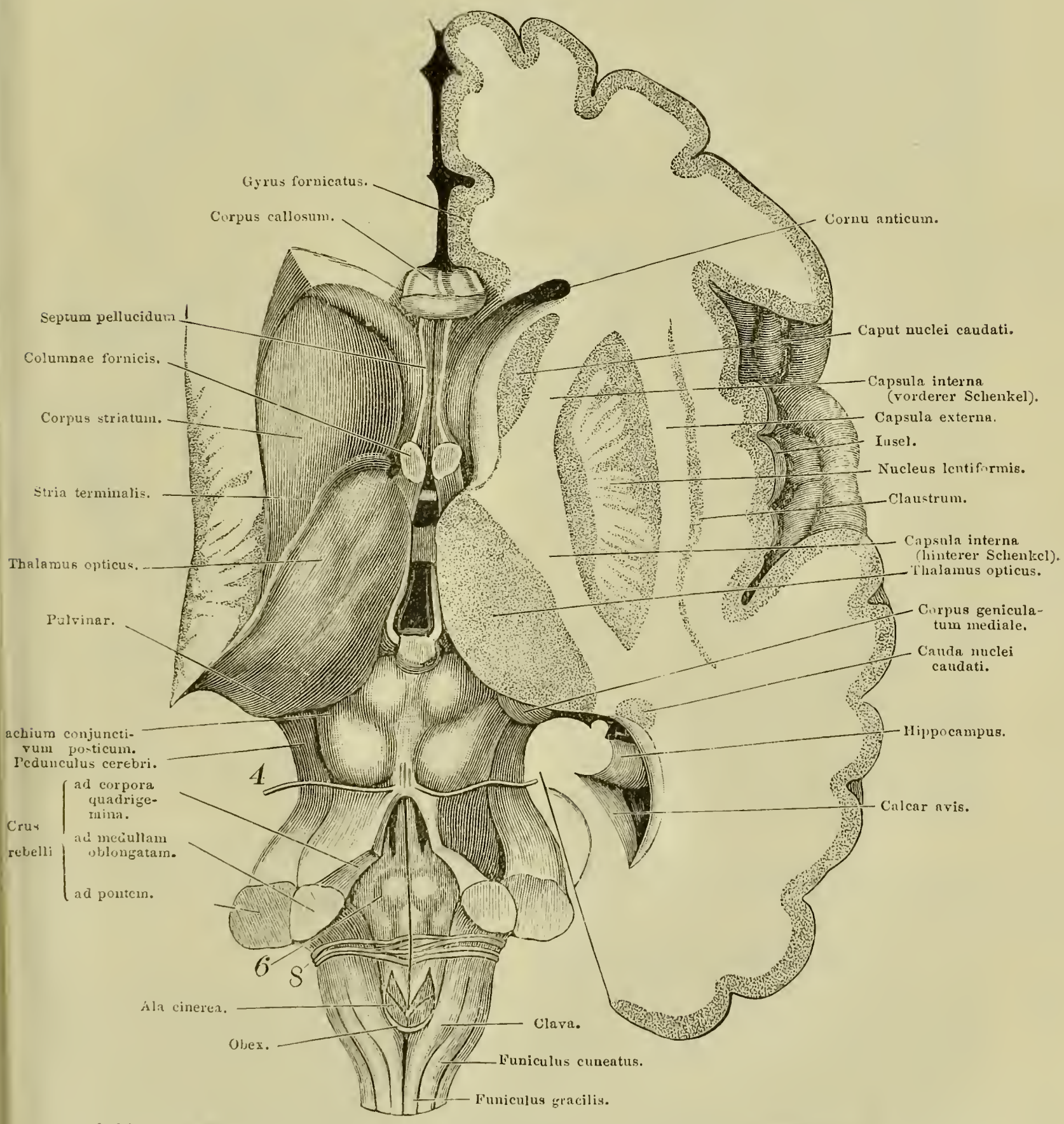
Ausnahme von der Kreuzung macht der N. olfactorius, der sich gar nicht kreuzt (?), und der N. opticus, der sich nur teilweise im Chiasma kreuzt (§ 260). *Ausnahmen von der Kreuzung.*

293. Die basalen Großhirnganglien. — Das Mittelhirn.

Die Zwangsbewegungen.

I. **Corpus striatum.** (Nucleus caudatus und Nucleus lentiformis [Fig. 209, 210].)

Fig. 209.



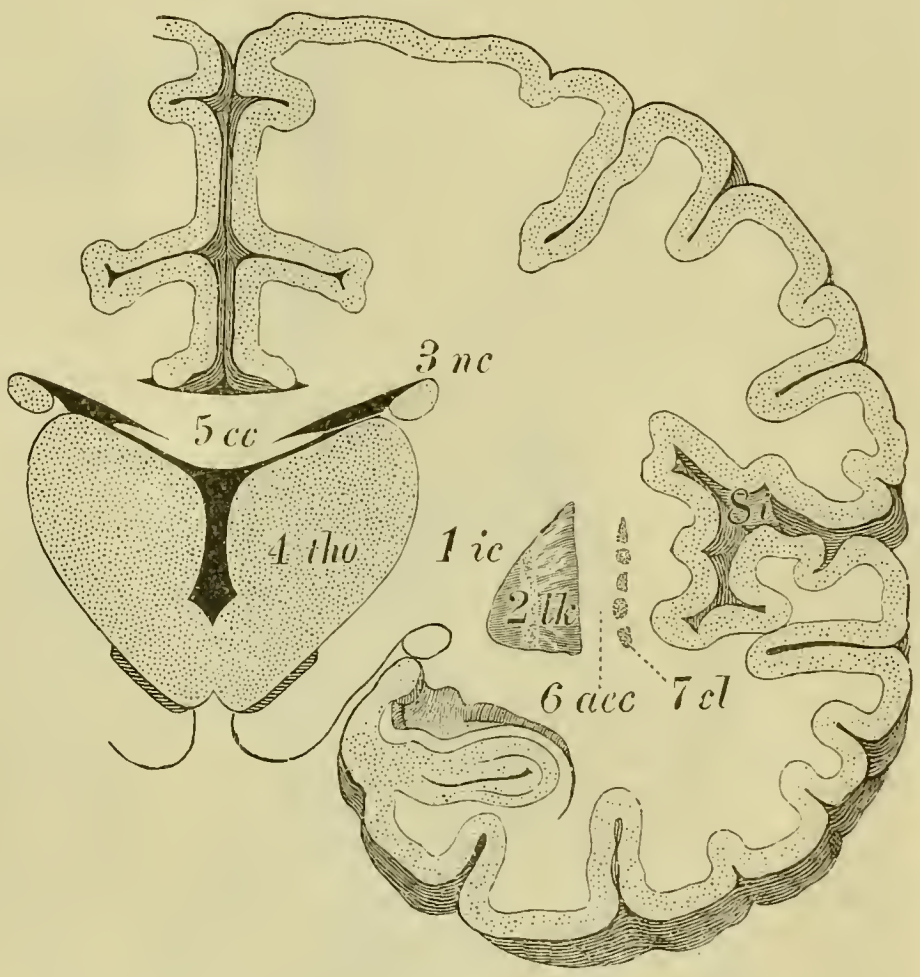
Gehirn vom Menschen, rechts ist die Hemisphäre in horizontaler Ebene abgetragen. *4* N. trochlearis, *8* N. acusticus, *6* Ursprung des N. abducens.

Das Corpus striatum hat keine Verbindung zur Hirnrinde, dagegen entspringt aus ihm eine mächtige Faserung, die im frontalen Abschnitt der Kapsel basalwärts und *Anatomisches.*

zugleich etwas caudalwärts zieht und in den Ganglien des Zwischen- und Mittelhirns endet.

Funktion. Über die Funktion des Corpus striatum ist nur sehr wenig bekannt. Die nach Zerstörung des Nucleus caudatus oder Nucleus lentiformis beobachteten Erscheinungen (Verlust der willkürlichen Bewegungen der entgegengesetzten Seite mit oder ohne Erhaltung der Empfindlichkeit) müssen zum größten Teil auf Nebenverletzungen (Leitungsbahnen der Capsula interna) bezogen werden, ebenso die Ergebnisse der Reizversuche auf Mitbeteiligung der inneren Kapsel. Reizung des Nucleus caudatus hat zur Folge: Bewegungen der Skeletmuskulatur, Einflüsse auf die Atembewegungen, den Blutdruck, Bewegungen der Harnblase; wird aber die Reizung des Nucleus caudatus nach vorhergegangener Rindenexstirpation und sekundärer Degeneration der Kapsel vorgenommen, so verschwinden die Effekte der Reizung fast vollständig (*Schüller*[140]).

Fig. 210.



Frontalschnitt durch das Großhirn: — *1 ic* Capsula interna, — *2 lk* Nucleus lentiformis, — *3 nc* Nucleus caudatus, — *4 tho* Thalamus opticus, — *5 cc* Corpus callosum, — *6 aec* Capsula externa, — *7 cl* Claustrum, — *8 i* Insel.

Nach mechanischer Verletzung des Nucleus caudatus durch Stich („Wärmestich") steigt die Körpertemperatur (*Aronsohn* u. *Sachs*[141]), und zwar durch erhöhte Wärmeproduktion infolge von Reizung der Wärmecentren (vgl. pag. 450, 456). Nach *Nikolaides* u. *Dontas*[142] kommt die Wärmepolypnoe durch eine Einwirkung auf das Wärmecentrum der Corpora striata zustande (vgl. pag. 676).

Wärmestich.

Pathologische Erscheinungen, die als Symptome einer Erkrankung des Corpus striatum beschrieben worden sind (Hemiplegie, Tremor, vasomotorische Störungen, Anästhesien usw.), können ebenfalls durch Mitbeteiligung der Capsula interna bedingt worden sein.

II. **Thalamus opticus.**

Anatomisches. Der Talamus opticus enthält mehrere Ganglien, welche als medialer, lateraler und vorderer Kern unterschieden werden. Durch Verbindungsfasern steht der Thalamus opticus einmal in Beziehung zur Großhirnrinde (und dem Corpus striatum), und zwar verlaufen sowohl Fasern von der Großhirnrinde zum Thalamus, als auch umgekehrt vom Thalamus zur Großhirnrinde. Bestimmte Abschnitte der Großhirnrinde stehen dabei mit bestimmten Kerngruppen des Thalamus in Verbindung; werden einzelne Rindenabschnitte verletzt, so atrophieren diejenigen Thalamusganglien, die aus dem betreffenden Rindengebiet ihre Einstrahlung empfangen. — Im Thalamus endet ferner hin die gesamte sekundäre sensible Leitungsbahn aus dem Rückenmark und der Medulla oblongata (vgl. pag. 724). Im Pulvinar des Thalamus und im Corpus geniculatum laterale (sowie im vorderen Vierhügel) endet die primäre Opticusbahn (vgl. pag. 607), im Corpus geni-

culatum mediale (und hinteren Vierhügel) die Acusticus-(Cochlearis-)Bahn (vgl. pag. 624). Vom Kleinhirn aus verlaufen Fasern durch die Bindearme zum Thalamus. — Vom Thalamus aus caudalwärts verlaufen nur wenige Züge, und zwar zum vorderen Vierhügel, zum roten Kern der Haube und zur Medulla oblongata (*Probst*[143]), sowie zum Rückenmark (*Wallenberg*[144], *? Probst*[143]).

Funktion.

Über die Funktion des Thalamus opticus läßt sich aus der anatomischen Verknüpfung desselben mit den andern Teilen des Centralnervensystems schließen, daß der Thalamus opticus, nebst Corpus geniculatum laterale und mediale eingeschaltet ist in den Verlauf der dem Großhirn zufließenden centripetalen Erregungen (sensible, optische, akustische) und daß diese hier eine Umschaltung erfahren. *v. Monakow*[145] bezeichnet danach den Thalamus opticus (einschließlich des Corpus geniculatum laterale und mediale) als eine Art von Vorgroßhirn, aus welchem die Hirnrinde die Sinneserregungen (welche ihr in einem für die weitere Verarbeitung geeigneten Zustande vom Sehhügel dargeboten werden) gleichsam aus letzter Hand schöpft. Über die Art der Umschaltungen, welche die centripetalen Erregungen im Thalamus opticus erfahren, ist aber nichts Genaueres bekannt.

Centrum für die Ausdrucksbewegungen.

Beim Menschen hat eine Zerstörung des Sehhügels zur Folge, daß das Mienenspiel der entgegengesetzten Gesichtsseite durch Affekte nicht mehr in Aktion gesetzt werden kann [willkürlich sind die Muskeln noch bewegungsfähig] (*Nothnagel*[146]). Aus diesen pathologischen Beobachtungen und Versuchen zieht *Bechterew*[147] den Schluß, daß den Sehhügeln eine hervorragende Rolle bei dem Ausdruck verschiedenartiger Empfindungen, Gefühle und Gemütsbewegungen zukommt. Sie sind Bewegungscentren, vermittelst derer besonders die angeborenen Ausdrucksbewegungen (Lachen, Weinen) ausgeführt werden, welche unter dem Einflusse unwillkürlicher psychischer Impulse, wie bei Affekten, oder reflektorisch durch Tastreize und Reizungen anderer Gefühlsorgane angeregt werden.

Centrum der Tränenabsonderung.

Nach *Bechterew* u. *Mislawski*[148] liegt im Sehhügel das Reflexcentrum der Tränenabsonderung, von wo die sensible Reizung sowohl auf die Bahn der sekretorischen Zweige des Trigeminus (§ 263, I. 2 und II. 2) und Facialis (§ 265. 1), als auch des Sympathicus (§ 272, A. 4.) übertragen wird; die Tränenabsonderung bei der Reizung der Sehhügel (wie auch bei Reizung der Hirnrinde) wird von Pupillenerweiterung, Hervortreten der Bulbi und Zurückgehen der Augenlider begleitet. Nach *Karplus* u. *Kreidl*[149] liegt das Reflexcentrum für die Erregung des Halssympathicus durch Schmerzreize im Zwischenhirn (vgl. pag. 641).

Regulierung der Bewegungen nach optischen Merkmalen.

Wilbrand u. *Saenger*[150] nehmen an, daß die Endigung eines Teiles der Sehnervenfasern im Pulvinar des Thalamus opticus mit der Regulierung der Bewegungen nach optischen Merkmalen (also nach der Taxation der Entfernung, nach dem Augenmaß) in Zusammenhang steht. Läßt man Tabiker, bei denen die Regulierung der Bewegungen auf Grund sensibler Erregungen gestört ist, die Augen schließen, so daß nunmehr auch noch die optischen Eindrücke wegfallen, so geraten sie in starkes Schwanken und fallen ev. sogar um (*Rombergsches Phänomen*): für die infolge der Krankheit ausgefallenen centripetalen Empfindungsreize waren die optischen Erregungen vikariierend eingetreten.

Rombergsches Phänomen.

Von den bei Erkrankungen und experimentellen Läsionen des Thalamus beobachteten Störungen motorischer und sensibler Art bleibt es zweifelhaft, inwieweit sie durch gleichzeitige Läsion der mit dem Thalamus in Verbindung stehenden Leitungsbahnen bedingt sind.

Über die Beziehungen des Thalamus opticus zur Reflexhemmung s. § 276. 2, — zur Atmung § 281, — zu den Bewegungen der Därme § 290, — zur Wärmeregulierung § 200. I.

Pedunculi cerebri.

III. Verletzung der **Pedunculi cerebri** — hat zunächst heftige Schmerzen zur Folge und Krämpfe der entgegengesetzten Seite, deren Speicheldrüsen secernieren. Diesen Reizerscheinungen folgen als Lähmungssymptome beim Menschen contralaterale Anästhesie und Verlust der Willensbeherrschung der Muskeln. [Bei Affektionen beim Menschen ist auf den N. oculomotorius zu achten, welcher oft auf derselben Seite gelähmt ist.]

Das mittlere Drittel des Hirnschenkelfußes umfaßt die Leitung der Pyramidenbahnen (§ 292. A.). Die Fasern des inneren Drittels verbinden das Stirnhirn, die Fasern des äußeren Drittels das Temporal- oder Occipitalhirn mit den Ganglien der Brücke; von diesen aus verlaufen dann Fasern durch die mittleren Kleinhirnschenkel zum Kleinhirn (§ 294). Die von der Haube in den Stabkranz einstrahlenden Fasern dienen der sensiblen Leitung (§ 292. B.). Über die Bedeutung der Substantia nigra Soemmeringi für die Kaubewegungen s. pag. 671.

Pons.

Während der Reizung oder Sektion des **Pons** — entstehen Schmerzen und Krämpfe; nach der Durchschneidung der durchtretenden Leitungen kann man sensible, motorische und vasomotorische Lähmungen sehen, daneben Zwangsbewegungen. Über die Bedeutung der im Pons gelegenen Ganglien ist nichts Näheres bekannt. — Für diagnostische Zwecke beim Menschen ist auf das Vorhandensein etwaiger alternierender Hemiplegie (pag. 724) zu achten.

IV. Die Vierhügel. Das Mittelhirn.

Anatomisches.

Der vordere Vierhügel nimmt einen Teil der Fasern des Opticus auf, andrerseits steht er mit der Rinde des Hinterhauptslappens in Verbindung. Der Hauptteil der Opticusfasern endet aber beim Menschen in den andern primären Endstätten des Opticus, hauptsächlich im Corpus geniculatum laterale; der Teil der Opticusfasern, der zum vorderen Vierhügel zieht, ist hier reduzierter als bei allen andern Säugern. — Der hintere Vierhügel (sowie das Corpus geniculatum mediale) nimmt die laterale Schleife, die sekundäre Acusticus- (Cochlearis-) Bahn auf; er steht andrerseits mit der Großhirnrinde, hauptsächlich der Rinde des Schläfenlappens, aber auch mit fast allen andern Rindengebieten in Verbindung. — Von beiden Vierhügeln verlaufen Fasern zur Medulla oblongata und zum Rückenmark.

Blindheit nach Zerstörung der Vierhügel.

Die halbseitige Zerstörung der Vierhügel bei Säugern (oder des gleichwertigen Lobus opticus bei Vögeln, Amphibien und Fischen) hat Blindheit zur Folge, welche je nach den Kreuzungsverhältnissen im Chiasma der Sehnerven (§ 260) gleichseitig oder ungleichseitig lokalisiert ist. Totale Zerstörung bewirkt Blindheit beider Augen. Beim Affen jedoch bewirkt Entfernung der Vierhügel keine Störung des Sehens (*Ferrier* u. *Turner*[151]), ebenso bewirkt beim Menschen Zerstörung der Vierhügel jedenfalls keine Erblindung (*Bach*[152], *v. Monakow*[145]).

Centrum der Pupillenverengerung.

In den Vierhügeln liegt das Centrum der Pupillenverengerung. Zwischen den Endigungen der Pupillenfasern im vorderen Vierhügel und dem Oculomotoriuskern sind im vorderen Vierhügeldach Schaltzellen vorhanden (*Bach* u. *H. Meyer*[153], *Probst*[154]). Der Reiz verläuft vom Opticus einer Seite nach den Oculomotorius-Kernen beider Seiten: daher verengern sich auf Belichtung eines Auges beide Pupillen. Die Erregung verläuft nicht durch das psychooptische Centrum (vgl. pag. 670). Nach Entfernung der Großhirnhemisphären verengern sich daher noch die Pupillen auf Lichtreiz sowie auf mechanische Reizung der Sehnerven. Bei Erkrankungen der Vierhügel wird Beeinträchtigung, resp. Fehlen der Pupillenreaktion beobachtet.

Bei Vierhügelaffektionen wurden auch Störungen der Augenbewegungen sowie ataktischer Gang (*Nothnagel*[155]) gefunden.

Taubheit nach Zerstörung des hinteren Vierhügels.

Nach Zerstörung des hinteren Vierhügels sah man bei Tieren Taubheit eintreten; außerdem Schädigung der Stimmbildung bis zum Verlust derselben (*v. Bechterew*[156]). Beim Affen fanden *Ferrier* u. *Turner*[151] nach Entfernung der Vierhügel jedoch keine Störung des Hörens.

Reizung der Vierhügel.

Die Vierhügel reagieren auf elektrische, chemische und mechanische Reize. Über den Erfolg der Reizung sind die Angaben jedoch sehr verschieden: es tritt Erweiterung der gleichseitigen Pupille ein, und zwar soll zunächst die contralaterale, alsbald auch die gleichseitige Pupille sich erweitern. Die Reizung setzt sich von den Vierhügeln auf die Medulla oblongata und weiterhin auf den Sympathicusursprung fort, denn nach Durchschneidung des Halsstranges bleibt die Erweiterung aus (*Knoll*[157]). [Nach *Knoll*[157] soll eine Verengerung der Pupille, welche ältere Forscher gesehen hatten, überhaupt nur erfolgen, wenn der anliegende Sehnerventrakt gereizt wird.]

Außerdem bewirkt Reizung des rechten vorderen Vierhügels Wendung beider Augen nach links (und umgekehrt); wird die Reizung fortgesetzt, so dreht sich auch der Kopf nach dieser Seite hin.

Centrum für Körpergleichgewicht und Regulierung der Bewegungen.

Das Mittelhirn — steht nicht allein mit der grauen Substanz des Rücken- und verlängerten Markes in Verbindung, dem Sitze der ausgebreiteten geordneten Reflexe (§ 280. 10), sondern es enthält auch sensible Elemente sowie Fasern, die von den höheren Sinnesorganen herkommen, die ebenfalls reflektorisch auf die Bewegungen einwirken können. Endlich liegen im Mittelhirn Hemmungsapparate von Reflexen (§ 276, 2). Das Zusammenwirken aller dieser Teile macht das Mittelhirn zu einem leitenden Organ für die Aufrechterhaltung des Körpergleichgewichts und die Regulierung der Bewegungen, und zwar in einem höheren Grade, als es die Medulla oblongata ist (*Goltz*[4]). Es gibt sich dies namentlich dadurch zu erkennen, daß Tiere mit erhaltenem Mittelhirn unter verschiedenartigen Verhältnissen die Gleichgewichtslage ihres Körpers zu erhalten vermögen, dagegen sofort das Gleichgewicht verlieren, sobald ihnen das Mittelhirn zerstört ist (*Goltz*[4]).

Die Bedeutung des Zusammenwirkens des Hautgefühles und der Sinneserregungen für die Erhaltung des Gleichgewichtes zeigt der folgende Versuch. Der enthirnte Frosch verliert sofort sein Balanciervermögen, sobald ihm die Haut der Hinterbeine abgezogen wird. Der Einfluß der Gesichtseindrücke wird erkannt aus dem Unvermögen, das Gleichgewicht zu erhalten, welches bei Nystagmus beobachtet wird, und aus dem Schwindel, welcher die Lähmungen der äußeren Augenmuskeln oft begleitet. Bei Menschen mit gesunkener Hautsensibilität sind die Augen die Hauptstützen für die Erhaltung des Gleichgewichtes: sie stürzen um, wenn sie die Augen schließen (pag. 727).

Zwangsbewegungen:

Zwangsbewegungen. — Die Bedeutung des Mittelhirns für die harmonische Ausführung der Bewegungen macht es erklärlich, daß einseitige Verletzungen solcher Teile, welche mit ihm durch Fasern in leitender Verbindung stehen, eigentümliche, nach einer Seite gerichtete Gleichgewichtsstörungen und Abweichungen von der symmetrischen Bewegung beider Körperseiten zur Folge haben, welche man Zwangsbewegungen nennt. Hierher gehören die Reitbahnbewegung (Mouvement de manège), *Reitbahn-,* bei welcher das Tier, bei der Intention fortzulaufen, stets im Kreise umherirrt, — die Zeigerbewegung, bei welcher der Vorderkörper um das *Zeiger-,* an Ort und Stelle verbleibende Hinterteil wie der Zeiger um seine Achse gedreht wird, — die Rollbewegung, durch welche sich der Körper um *Rollbewegungen.* die Längsachse wälzt. Alle diese Formen der Bewegung können ineinander übergehen, und sie sind auch nur graduelle Unterschiede derselben Störungen. Teile, deren Verletzungen diese Zwangsbewegungen erzeugen, sind das Corpus striatum, der Thalamus opticus, der Pedunculus cerebri, der

Pons, der Pedunculus cerebelli ad pontem, bestimmte Teile der Oblongata. Zwangsbewegungen neben Nystagmus und Verdrehung der Augen bringt auch Verletzung der Olive mit sich.

Über die Richtung und Art der Bewegungen nach den einzelnen Verletzungen schwanken die Angaben. Man beobachtete: Schnitt in den vorderen Teil des Pons und der Crura cerebelli bewirkt Zeiger- bis Rollbewegung nach der anderen (paretischen?) Seite. — Schnitt in den hinteren Teil dieser Regionen hat Rollen nach derselben (paretischen?) Seite zur Folge, ebenso ein tieferer Stich am Tuberculum acusticum oder in das Corpus restiforme. — Anschneiden eines Großhirnschenkels erzeugt Reitbahnbewegung mit nach derselben Seite gerichteter Konvexität. Je näher der Schnitt dem Pons liegt, um so enger werden die Bahnkreise; schließlich entsteht Zeigerbewegung. Verletzung eines Sehhügels bewirkt ähnliche Erscheinungen wie ein Stich in den vorderen Hirnschenkelteil, und zwar deshalb, weil eben letzterer mit verletzt wird. Verletzung des vorderen Teiles eines Sehhügels hat entgegengesetzte Zwangsbewegung zur Folge, nämlich mit der Konkavität nach der Seite der Verletzung hin. Verletzung des spinalen Anfangs der Oblongata hat Biegung von Kopf- und Wirbelsäule mit der Konvexität nach der getroffenen Seite nebst Kreisbewegung zur Folge. — Verletzung des vorderen Endes des Calamus und höher hinauf bewirkt Biegung mit der Konvexität nach der gesunden Seite.

Strabismus. Nystagmus. Zu den Zwangsbewegungen gehören auch teils Verdrehungen (Strabismus), teils unwillkürliche Schwankungen (Nystagmus) der Augen. Letztere treten nach einseitigen, oberflächlichen Läsionen des Corpus restiforme sowie des Bodens des 4. Ventrikels und nach Reizung des Kleinhirns auf (*Knoll*[157]). Einseitige, tiefe, quere Verletzungen von der Spitze des Calamus an aufwärts bis zum Tuberculum acusticum bewirken Strabismus des Auges derselben Seite nach unten und vorne, des anderen nach hinten und oben. Doppelseitige Verletzungen lassen ihn wieder verschwinden (*Schwahn*[158]). Man hat daher anzunehmen, daß in der Oblongata der Sitz eines die Augenbewegungen beherrschenden Apparates liegt, welcher auch durch plötzliche Anämie (Ligatur der Kopfarterien beim Kaninchen) erregt werden kann (*Knoll*[157]).

Erklärung der Zwangsbewegungen. Zur Erklärung der Zwangsbewegungen — hat man entweder angenommen, es handle sich um halbseitige unvollkommene Lähmungen, so daß das Tier bei der Tendenz, sich fortzubewegen, mit der paretischen Seite etwas zurückbleibt (z. B. bei der Reitbahnbewegung an der dem Bahnmittelpunkt zugekehrten Körperseite), oder man hat gerade im Gegensatze hierzu eine Reizung durch den Akt der Verletzung als Ursache einer übermäßigen Tätigkeit der einen Körperseite angenommen. Es kommt hinzu die Wirkung der Schwindelempfindungen, welche durch die Verletzung erregt werden. Indem die Verletzung die die lokomotorischen Empfindungen vermittelnden Apparate reizt oder lähmt, hat sie Täuschungen zur Folge, als bewegten sich der Körper des Tieres oder auch die Objekte der Außenwelt nach einer bestimmten Richtung. Durch diese Bewegungstäuschung werden als Reaktion die Zwangsbewegungen ausgeführt, mit der Intention, die abnormen, fiktiven Bewegungen durch passende Gegenbewegungen zu korrigieren.

294. Das Kleinhirn.[159]

Anatomisches. Das Kleinhirn steht durch den vorderen, mittleren und hinteren Kleinhirnschenkel in Verbindung mit fast allen übrigen Teilen des Centralnervensystems, und zwar sowohl durch cerebello-fugale als auch cerebello-petale Fasern. — a) Verbindungen mit dem Rückenmark, vorwiegend zum Kleinhirn aufsteigende Fasern: die Kleinhirnseitenstrangbahn von *Flechsig* (pag. 666, c), das *Gowers*sche Bündel (pag. 667, d), eine direkte Verbindung zwischen Hintersträngen und Kleinhirn (pag. 724). Absteigend verlaufen Bahnen vom Kleinhirn zum Vorderstrang und Vorderseitenstrang, entweder direkt oder unterbrochen durch den *Deiters*schen Kern. — b) Verbindungen mit der Medulla oblongata. Fasern von der unteren Olive der andern Seite zum Kleinhirn. Fasern von den Kernen der Hinterstränge, den sensiblen Kernen der Oblongata, und direkte Fasern aus einzelnen Hirnnerven (Trigeminus, Vestibularis) zum Kleinhirn: direkte sensorische Kleinhirnbahn. Diese Bahnen verlaufen zum Teil auch in umgekehrter Richtung vom Kleinhirn aus. Durch den *Deiters*schen Kern steht das Kleinhirn mit dem hinteren Längs-

bündel und so mit den Kernen der Augenmuskeln in Verbindung (vgl. pag. 624). Alle diese Verbindungen mit Rückenmark und Medulla oblongata mit Ausnahme des *Gowers*schen Bündels (welches frontalwärts bis in die Brücke verläuft und um den vorderen Kleinhirnschenkel herum ins Kleinhirn gelangt, pag. 667) verlaufen durch den hinteren Kleinhirnschenkel (Corpus restiforme). — c) Verbindungen mit dem Mittelhirn und Thalamus opticus. Nur cerebello-fugale Fasern durch den vorderen Kleinhirnschenkel (Bindearm) zum Nucleus reticularis tegmenti, roten Kern der Haube und Thalamus opticus. Aus dem roten Kern entspringt das *Monakow*sche Bündel (pag. 666). — d) Verbindungen mit dem Großhirn. Durch die mittleren Kleinhirnschenkel (Brückenarme) verlaufen Fasern von den Ganglien der Brücke zum Kleinhirn. An den Brückenganglien enden andrerseits Fasern, welche von verschiedenen Teilen der Rinde des Großhirns durch den medialsten und lateralsten Teil des Hirnschenkelfußes zur Brücke ziehen (§ 293. III).

Funktion.

Das Kleinhirn ist nach seiner anatomischen Faserverbindung ein reflektorischer Apparat, der vielfache centripetale Fasern mit centrifugalen verknüpft. Es stellt ein Centralorgan dar für die Aufrechterhaltung des Körpergleichgewichts und die Regulierung der Bewegungen, indem die ihm zufließenden centripetalen Erregungen (sensible Fasern, Vestibularis) hier reflektorisch einwirken auf das Zustandekommen der Bewegungen und so die feinere Abstufung und das normale Ineinandergreifen derselben bewirken.

Verletzungen des Kleinhirns.

Einseitige Verletzungen des Kleinhirns beeinflussen hauptsächlich die Bewegungen derselben Seite, doch erstreckt sich der Einfluß in geringerem Grade auch auf die gekreuzte Seite. Nach Exstirpation einer Kleinhirnhälfte treten Zwangsbewegungen und Ataxie auf (*Lewandowsky* [160]), die ersteren mehr in der ersten Zeit nach der Operation, die letzteren später, doch ohne strenge Grenze. Die Zwangsbewegungen sind Rollbewegungen um die Längsachse, und zwar nach der operierten Seite hin (Drehung aus der normalen aufrechten Stellung nach der operierten Seite in die Rückenlage, vom Rücken des Tieres aus beobachtet), sie gehen über in Zeigerbewegungen und Manègebewegungen nach der operierten Seite. Das operierte Tier kann der Bewegung nur in einer Zwangslage: Lage auf der Seite der Operation, Widerstand leisten. Daneben besteht Zwangshaltung nach der operierten Seite hin, so daß die Wirbelsäule konkav nach der Operationsseite ausgebogen ist; der Kopf des Tieres kann um mehr als 180° gedreht sein. so daß die Schnauze über den Rücken hinwegsieht; — Zwangshaltung der Augen nach der entgegengesetzten Seite, Zwangshaltung der Extremitäten, insbesondere der vorderen, in tonischer Streckung. [Nach beiderseitiger symmetrischer Verletzung oder Exstirpation des Wurms wird Zwangshaltung nach hinten (Opisthotonus) und Zwangsbewegung rückwärts (Überschlagen nach hinten) beobachtet.] — Die ataktischen Erscheinungen geben sich in Unsicherheit des Ganges, Taumeln, Schwanken, rhythmischen Oszillationen zu erkennen. — Im einzelnen unterscheidet *Luciani* [159]: Astasie, das Unvermögen, eine ruhige Haltung einzunehmen, wie sie durch eine gleichmäßige Contraction der Extremitäten- und Rumpfmuskeln aufrecht erhalten wird, — Atonie, Verminderung des Tonus, abnorme Schlaffheit der Muskeln, — Asthenie, Verminderung der Muskelenergie in der Tätigkeit. — Mediane Trennung des Kleinhirns (ohne schwere Zerstörungen des Wurms) hat nur sehr schnell vorübergehende Folgen.

Reizung des Kleinhirns.

Reizung des Kleinhirns ergibt Bewegungen der Extremitäten und der Gesichtsmuskulatur. Dieselben unterscheiden sich von denen nach Reizung der Großhirnrinde dadurch, daß sie fast ausschließlich gleichseitig, sehr viel schwächer sind und eine auffallend lange Latenz haben (*Lewandowsky* [160]). Nach *Probst* [161] sind dagegen die durch Reizung des Kleinhirns erhaltenen Bewegungen prompter, blitzartig, während die vom Großhirn aus langsamer und mehr tonisch anhaltend sind.

Deutung der Symptome.

Hinsichtlich der Deutung der einzelnen Symptome der Kleinhirnverletzung und der Vorstellung von der normalen Funktion des Kleinhirns weichen die Anschauungen der Autoren (*Luciani* [159], *Lewandowsky* [160], *H. Munk* [162]) weit von einander ab. Die Zwangsbewegungen und Zwangshaltungen faßt *Luciani* [159] als Reizerscheinungen, *Lewandowsky* [160] dagegen als echte Ausfallserscheinungen auf. Nach *Luciani* [159] hat das Kleinhirn in der Norm eine dreifache Funktion: — 1. es erhöht die Kraft der Muskelbewegungen (Wegfall bewirkt Asthenie), — 2. es steigert den Tonus der Muskeln in der Ruhe (Wegfall bewirkt Atonie), — 3. es beschleunigt den

Rhythmus der einzelnen motorischen Impulse, welche die Bewegungen zusammensetzen (pag. 498) und verschmilzt die Impulse zu einem kontinuierlichen Akt (Wegfall bewirkt Astasie). — *Lewandowsky*[160] wies nach, daß jede motorische Störung nach einer Kleinhirnverletzung begleitet ist von Störungen des Muskelsinns. Das Kleinhirn ist nach ihm das eine Centrum des Muskelsinns (das andere ist die Großhirnrinde, vgl. pag. 718). Nach seiner Auffassung ist die Kleinhirnataxie eine sensorische Ataxie, deren Symptome Astasie, Atonie und Asthenie sind; sie beruht auf einer schweren Störung des Muskelsinns, die zur Folge hat den Verlust der Fähigkeit, die Bewegungen abzustufen, die verhältnismäßige Stärke und Schnelligkeit und die Reihenfolge der einzelnen oder synergisch verbundener Muskelcontractionen zu regeln, daher die Bewegungen den ausgesprochenen Charakter der Unzweckmäßigkeit erhalten.

Störungen des Muskelsinns.

Besserung der Symptome.

Die Erscheinungen nach Kleinhirnverletzungen (besonders nach partiellen) können sich in hohem Maße bessern durch Übernahme der Funktion seitens der intakten Kleinhirnteile und durch kompensatorisches Eingreifen des Großhirns.

Trophische Tätigkeit des Kleinhirns.

Luciani[159] beobachtete bei Tieren nach Exstirpation des Kleinhirns schließlich allgemeinen Marasmus und glaubt somit, daß es eine trophische Tätigkeit ausübt. In Übereinstimmung hiermit sah man nach Erkrankungen des Kleinhirns eine Körpergewichtsabnahme.

Pathologisches: — Asymmetrische oder einseitige Läsionen des Kleinhirns erzeugen beim Menschen Fallen nach der Seite der Verletzung, beiderseitige Verletzungen bewirken Hintenüberfallen; ist der Mittellappen ergriffen, so zeigen sich Coordinationsstörungen, namentlich taumelnder, schwankender Gang und starker Schwindel, ferner Atonie, Asthenie und Ataxie. — Reizerkrankungen der Crura cerebelli ad pontem erzeugen vollständige Wälzungen des Körpers um seine Achse, nebst gleichsinniger Drehung der Augen und des Kopfes. — Es ist auch vollständiges Fehlen des Kleinhirns beim Menschen beobachtet ohne ausgesprochene Symptome während des Lebens: hier müssen andere Teile des Centralnervensystems die Funktion übernommen haben. *Anton*[163] fand in einem solchen Falle eine Vergrößerung der Hinterstrangskerne, der Schleife, der Pyramidenbahn und der Rinde.

295. Schutz- und Ernährungsapparate des Gehirns.

Die Hirnhäute: Dura.

Die Dura mater cerebralis ist innig mit dem Perioste der Schädelhöhle verwachsen, die spinalis bildet um das Rückenmark einen, nur an der Vorderseite fixierten, frei suspendierten, langen Sack. Sie ist eine fibröse Haut, welche aus straffen Bindegewebszügen besteht, mit reichlichen elastischen Fasern durchwebt und mit platten Bindegewebs- und *Waldeyer*schen Plasmazellen ausgestattet ist. Die glatte Innenfläche trägt ein plattenförmiges Endothel. Blutgefäße finden sich nur mäßig reichlich, etwas mehr im äußeren Bereiche, Lymphgefäße sind zahlreich. Nerven mit unbekannter Endigung (am Felsenbein fand man *Pacini*sche Körperchen) geben der Dura die große Empfindlichkeit gegen schmerzhafte Eingriffe (auch beim Hunde, nicht beim Kaninchen).

Arachnoidea.

Zwischen Dura und Arachnoidea liegt der lymphatische Subduralraum. Pia mater und die durch ein balkenartiges Netzwerk mit ihr verbundene Arachnoidea bilden eigentlich nur eine gemeinsame Haut, die nicht getrennt werden kann (*Key* u. *Retzius*[164]). Zwischen den beiden Lagen befindet sich Cerebrospinallymphe in einem Raume, dem Subarachnoidealraum, welcher von Endothel ausgekleidet ist. Die äußere Grenzlamelle dieses Stratums, wohl auch Arachnoidea im engeren Sinne genannt, ist dünn, arm an Gefäßen, ohne Nerven, hat an beiden Flächen ein plattes Endothelium. Doch ist sie nur am Rückenmark von der Pia getrennt, so daß zwischen beiden der lymphatische Subarachnoidealraum liegt; am Hirn sind beide größtenteils miteinander verwachsen, mit Ausnahme der Sulci-Überbrückungen. Über diese geht die Arachnoidea hinweg, während die Pia sich in die Tiefe einsenkt. Die Hirnventrikel kommunizieren frei mit dem lymphatischen Subarachnoidealraum (nicht mit dem Subduralraum). Subdural- und Subarachnoidealraum kommunizieren nicht miteinander. — Die Pia, aus zarten Bindegewebsbündeln ohne elastische Fasern gewebt, sehr reich an Blut- und Lymphgefäßen, führt Nerven in Begleitung der Gefäße bis in die Substanz der Centralorgane. — Die Lymphgefäße des Gehirns münden

Pia.

insgesamt schließlich in den Subarachnoidealraum. Die Cerebrospinalflüssigkeit ist eine lymphatische Flüssigkeit von ziemlich schwankender Zusammensetzung (vgl. *Blumenthal*[165]); sie enthält Traubenzucker. Die *Pacchioni*schen Granulationen sind bindegewebige Zotten, welche dem Abflusse der Lymphe aus dem Subdural- und Subarachnoidealraum in die Sinus der harten Hirnhaut (namentlich den Sinus longitudinalis superior), in welche sie hineinragen, dienen. Der Subarachnoidealraum kommuniziert auch mit den spongiösen Knochenräumen des Schädels und mit den Venen der Schädel- und Gesichtsoberfläche. Flüssigkeiten in den Subduralraum gespritzt, gehen in die Venen über, und zwar um so reichlicher, je höher der Druck der Cerebrospinalflüssigkeit steigt (*Spina*[166]). Der Subduralraum steht aber ferner noch mit lymphatischen Spalträumen der Dura in Verbindung und letztere kommunizieren direkt mit den Venen der Dura. Auch mit den Lymphgefäßen der Nasenschleimhaut stehen die beiden lymphatischen Zwischenhirnhauträume in Kommunikation. Nach Einspritzung von Flüssigkeit in den Subduralraum fließt Flüssigkeit durch die Lymphgefäße der Nasenschleimhaut ab (*Spina*[166]). Der Raum außerhalb der Dura des Rückenmarks (Epiduralraum) kann auch als ein lymphatischer gelten; von ihm aus füllen sich leicht die Pleura- und die Peritonealhöhle; er kommuniziert jedoch nicht mit der Schädelhöhle. — Die Adergeflechte, welche vielleicht die Cerebrospinalflüssigkeit absondern, umfassen Gefäßkonvolute, von unentwickeltem Bindegewebe umgeben; die Telae chorioideae tragen bei Neugeborenen noch ein flimmerndes Epithel.

Die Hirnbewegungen.

Die Pulsationen der mächtigen basalen Hirngefäße erteilen dem Gehirn die pulsatorischen Bewegungen (§ 57. 5). Die physikalischen Verhältnisse der Schädelkapsel bringen es mit sich, daß der systolisch in die Arterien eingeworfenen größeren Blutmenge entsprechend eine gleichgroße Blutmenge aus den Venen hinausgepreßt werden muß (in die Sinus). — Die Atmung bewirkt am Hirn außerdem noch eine respiratorische Bewegung, so daß es bei der Exspiration sich hebt, bei der Inspiration sich senkt. Diese Bewegung rührt von den Schwankungen des Blutgehaltes der Venen in der Schädelhöhle her. — Endlich erkennt man noch eine 2—6mal in der Minute wechselnde, auf entsprechenden Erweiterungen und Verengerungen der Gefäße beruhende Hebung und Senkung. Psychische Erregungen beeinflussen dieselben; im Schlafe erscheinen sie am regelmäßigsten.

Die Hirnbewegungen zeigen sich namentlich dort, wo die Umhüllungen des Gehirns geringen Widerstand leisten, also z. B. an den Fontanellen der Kinder, an künstlichen Trepanationsöffnungen, Defekten der Schädelknochen (vgl. *Resnikow* u. *Dawidenkow*[167]). Doch ist das Vorhandensein der Cerebrospinalflüssigkeit für diese Bewegung sehr wichtig, weil sie den Druck gleichmäßig fortpflanzt und so alle systolische und exspiratorische Gefäßerweiterung auf die Stelle des nicht Widerstand leistenden Teiles der Hirnumhüllung konzentriert. Ist die Flüssigkeit abgelaufen, so wird die Bewegung bis zum Verschwinden klein.

Schwankungen des Blutgehaltes des Gehirnes.

Da die Arterien innerhalb der starren Schädelkapsel bei der Pulsbewegung ihr Volumen ändern, so zeigt sich an den Venen (Sinus) eine entgegengesetzte pulsatorische Volumenschwankung, wie an den Arterien (*Mosso*[168]). — Geistige Erregung erhöht die Pulsation des Gehirns. Im Moment des Aufwachens nimmt der Blutgehalt des Gehirns ab; sensorielle Reize im Schlafe (ohne daß der Untersuchte erwacht) vermehren den Blutgehalt.

Über die Vasomotoren der Hirngefäße vgl. pag. 683. Plötzliche Unterbindung aller Gehirnarterien bewirkt sofortigen Verlust des Sensoriums, weiterhin starke Reizung der Medulla oblongata und ihrer Centra, dann schnellen Tod unter Krämpfen (vgl. § 286).

Durch die weiten Anastomosen an der Basis sind die einzelnen Hirnteile vor Blutverarmung bei Kompression oder Ligatur eines oder des anderen Gefäßes gesichert. — Innerhalb des Gehirns verbreiten sich die Schlagadern als „Endarterien", d. h. sie haben im Gebiete ihrer Endverbreitung keine Anastomosen durch arterielle Nebenäste. Dagegen haben die außen am Hirn verlaufenden peripheren Arterien (Aa. corporis callosi, fossae Sylvii und profunda cerebri) viele starke Anastomosen. — Plötzliches Aufrichten von Personen, die lange gelegen haben und zugleich blutarm sind, hat nicht selten Hirnanämie aus hydrostatischer Ursache zur Folge, verbunden mit Schwinden des Bewußtseins und Umnebelung der Sinne.

Gehirndruck.

Gehirndruck. — Eingeschlossen in dem Innern der unnachgiebigen Schädelkapsel liegt einerseits das Hirn samt dem dasselbe durchtränkenden Ernährungssafte (Lymphe) und der mit letzterem konfluierenden Cerebrospinalflüssigkeit, — andrerseits das System der Blutgefäße. Steigt das Volumen der letzteren infolge zunehmender Blutmenge im Schädel, so wird das Hirn saftärmer (einem ausgedrückten Schwamme vergleichbar), — umgekehrt wird im Falle einer überreichen Bildung jener Flüssigkeiten das Blut aus dem Gefäßsysteme mehr entweichen müssen.

Das Gehirn und die dasselbe umgebende Flüssigkeit stehen konstant unter einem gewissen mittleren Druck, welcher vom Luftdruck beeinflußt wird, so daß der Innendruck im Schädel von den Schwankungen des Luftdruckes gleichsinnig verändert wird. Nach *Grashey*[169] herrscht im Schädel bei Erwachsenen ein negativer Druck $= -13\,cm$ Wasser, am Foramen magnum ist er $= 0$. Im Duralsack des Rückenmarks ist positiver Druck, unten (bei aufrechter Stellung) größer als oben, im Mittel $= +60\,cm$ Wasser. Die Untersuchungen von *Naunyn* u. *Schreiber*[170] über den pathologischen Gehirndruck (oder Cerebrospinaldruck) haben gelehrt, daß derselbe eine Höhe bis etwas unter dem arteriellen Druck in der Carotis erhalten muß, ehe die eigentlichen Gehirndrucksymptome eintreten. Diese sind: anfallsweise auftretende Kopfschmerzen mit starkem Schwindel bis zur Bewußtlosigkeit, Erbrechen, Pulsverlangsamung, langsame und flache Atmung, Konvulsionen, Unterlaufung der Conjunctiva; der Druck der Cerebrospinalflüssigkeit ist gesteigert. Die Ursache dieser Erscheinungen liegt in Anämie des Gehirns. Durch eine abnorm hohe Spannung des Liquor cerebrospinalis wird das Gehirn wie ein Schwamm ausgedrückt: das Blut aus ihm entweicht, und zwar natürlich am ehesten aus den Capillaren, da diese ihres geringen Binnendruckes wegen (§ 60) am leichtesten leer gepreßt werden können. So stellt sich akute Hirnanämie ein. — Erreicht der Druck eine nur mäßige Höhe, so können die genannten Erscheinungen latent bleiben; trotzdem entwickeln sich Ernährungsstörungen im Hirn mit konsekutiven Erscheinungen, als: dauernde geringe Kopfschmerzen, Schwindelgefühl, Muskelschwäche, Sehstörungen (durch Neuroretinitis mit Stauungspapille). Erhöhung des Blutdrucks kann die Symptome vermindern, Erniedrigung jedoch stärkere Hirndruckerscheinungen veranlassen.

Bei einem Drucke von 70—80 *mm* Hg treten bei Hunden zuerst infolge mechanischer Reizung der Dura Schmerzen auf, bei höherem Drucke Bewußtlosigkeit, bei 80 bis 100 *mm* Krämpfe, ähnlich wie beim plötzlichen Arterienverschluß. Ein Druck von 100 bis 120 *mm* hat Pulsverlangsamung durch centrale Vagusreizung zur Folge, die Respirationsfrequenz zeigt eine schnell vorübergehende Steigerung, dann eine Abnahme. Lang anhaltende, hochgradige Kompressionen wirken stets früher oder später tödlich. Der Blutdruck zeigt sich zuerst erhöht infolge einer reflektorischen Erregung des vasomotorischen Centrums durch die Druckreizung der sensiblen Nerven, dann sinkt der Blutdruck mit hochgradiger Verlangsamung der Pulse. Daneben deuten unregelmäßig auftretende Blutdruckschwankungen auf eine direkte centrale Druckreizung des Vasomotorencentrums hin.

In der Höhe der Cauda equina beträgt der Druck der Spinalflüssigkeit im Arachnoidealsack nur 7,5—12 *mm* Hg (beim Hunde) (*Falkenheim* u. *Naunyn*[171]). — Nach Entleerung des Liquor cerebrospinalis findet schnell dessen Wiederersatz statt. Künstliche Vermehrung gleicht sich schnell aus, indem die überreichliche Flüssigkeit in die Lymphgefäße und Venen abfließt.

296. Vergleichendes. — Historisches.

Vergleichendes.

Bei den Protozoen fehlen die Nerven. — Unter den Coelenteraten finden sich in den Neuromuskelzellen (pag. 531) der Hydroiden und Medusen die ersten Andeutungen eines Nervenapparates. Bei den letzteren läuft überdies dem Rande des Schirmes entlang eine geschlossene Nervenkette, welche, den Randkörpern entsprechend, zellenartige Verdickungen erkennen läßt, von denen Fäden zu den Sinnesorganen verlaufen. — Bei den Echinodermen umgibt den Mund ein großer Nervenring; von ihm gehen, den Hauptstämmen des Wassergefäßsystems entsprechend, große Nerven ab. An der Abgangsstelle ist der Nervenring mit den sogenannten „Ambulacralgehirnen“ versehen. — Unter den Würmern zeigt sich vielfach ein dem Kopfe angehöriger Ring, der bei den darmhaltigen den Schlund als einfacher oder doppelter Schlundring umkreist. Von diesem gehen in den gestreckten Körper hinein Längsstämme ab, häufig zwei, welche den Körperringeln entsprechend Ganglien tragen und hier anastomosieren; beim Blutegel ist nur ein ganglientragender Längsstamm, das sogenannte „Bauchmark“, vorhanden. — Die Arthropoden besitzen oberhalb des Schlundes ein großes Kopfganglion, von welchem die Sinnesnerven ausgehen. Ein anderes, unter dem Schlunde liegendes Ganglion ist jederseits mit dem ersteren durch eine Commissur verbunden. Von hier aus erstreckt sich die Bauchganglienkette durch die Brust und das Abdomen; bald verschmelzen mehrere Ganglien zu einem größeren Nervenknoten, bald sind sie für die Mehrzahl der Körpersegmente isoliert erhalten. — Auch bei

den Mollusken ist der Schlundring noch vorherrschend, in welchem jedoch die gangliösen Massen eine sehr wechselvolle Lage haben können. Bei den Cephalopoden wird ein Teil des, der Commissuren fast völlig entbehrenden, Schlundringes als „Gehirn“ in eine knorpelige Schädelkapsel aufgenommen. Außerdem trifft man Ganglien am Magen und an dem Herzen. — Bei den höher organisierten Arthropoden und den Mollusken findet sich ein dem Sympathicus entsprechendes Nervensystem. — Bei den Wirbeltieren liegt das Nervensystem stets auf der Dorsalseite des Körpers. Bei Amphioxus ist es noch nicht in Hirn- und Rückenmark getrennt. Über die Teile des Gehirns der Vertebraten ist bereits § 287 und 288 berichtet; über die peripheren Nerven vgl. § 273.

Historisches. — *Alkmaeon* (580 v. Chr.) verlegte das Bewußtsein in das Gehirn, *Galen* (130—200 n. Chr.) den Antrieb zu den willkürlichen Bewegungen. *Aristoteles* (384 v. Chr.) schreibt dem Menschen das relativ größte Gehirn zu; er nennt es unerregbar für Reize (gefühllos): die kleinen Menschen hält er für die geistig bevorzugten. Sonderbarerweise betrachtet er es als eine Funktion des Gehirns, die vom Herzen aufsteigende Wärme zu kühlen. — *Herophilus* (300 v. Chr.) hielt die Gegend des Hinterhorns für den Hauptsitz der Empfindung, er bezeichnet ferner den Calamus scriptorius; wohl durch Versuche geleitet, hält er den vierten Ventrikel für den wichtigsten für das Leben. Freilich findet sich schon bei *Homer* die wiederholte Andeutung über die Lebensgefährlichkeit der Verletzung des Nackens (Sitz der Medulla oblongata). Dem *Hippokrates, Galenus, Aretaeus* und *Cassius Felix* (97 n. Chr.) war bekannt, daß die Läsion einer Großhirnhälfte Lähmung der entgegengesetzten Seite bewirkt. — *Galen* erkennt in dem Rückenmark die leitende Bahn für Bewegung und Empfindung. — Den Asceten des Mittelalters waren Halluzinationen des Gesichts (Visionen) u. dgl. geläufig, und es sind manche hervorragende Bildwerke als Darstellungen solcher zu betrachten, an denen der Blick des Kenners hin und wieder sogar noch photoptische Nebenerscheinungen, z. B. des Flimmerskotoms, wahrnimmt. — *Vesalius* beschreibt (1540) die fünf Hirnhöhlen. *R. Columbo* sah (1559) die mit der Herzaktion isochrone Hirnbewegung, während die respiratorische Hirnbewegung erst 1811 von *Ravinna* genauer beschrieben wurde. *Varoli* (geb. 1543) beschreibt die Brücke, *Coiter* fand (1573) die Lebensfähigkeit nach Herausnahme des Großhirns. *Wepfer* entdeckte 1658 die hämorrhagische Natur der Apoplexie („sanguine extra vasa effuso ex rupto ramo“), — während *Sylvius de la Boë* die nach ihm benannte Grube und Wasserleitung beschrieb. *Schneider* (1660) bestimmte das Gehirngewicht verschiedener Tiere. *Mistichelli* (1709) und *Petit* (1710) beschrieben die Durchkreuzung der Markfaserung unterhalb des Pons. — *Haller* und sein Schüler *Zinn* kannten bereits die nach Hirnverletzungen auftretenden Reitbahnbewegungen. — *Lorry* beobachtete zuerst an einer Taube nach Durchsteehung des Kleinhirns Coordinationsstörungen (1760). — *Gall* wies den teilweisen Ursprung des Opticus aus dem vorderen Vierhügel nach, er lieferte durch die Hirnzergliederung von unten die besten Aufschlüsse über den Faserverlauf und die Windungen des Gehirns (1810). *Luigi Rolando* bestimmt (1809) die große Centralfurche des Gehirns; er sowie *Bellinger* (1823) beschreiben genauer die Gestalt der grauen Rückenmarkssubstanz, *Carus* beschreibt darin (1814) den schon im 17. Jahrhundert von *J. Conrad Brunner* gesehenen Centralkanal. Das umfangreichste anatomische Werk über das Gehirn schrieb *Burdach* (1819—1826). *Historisches.*

Literatur (§ 287—296).

1. *Hayem* u. *Barrier:* C. r. **104**, 1887, 272, 442, 589, 751. A. d. P. **19**, 1887, 1. — 2. *Flourens:* Recherches expérim. sur les propriétés et les fonctions du système nerveux. Paris 1842. — 3. *Longet:* Anat. et Physiol. du syst. nerveux de l'homme. Paris 1842. — 4. *Goltz:* Beiträge zur Lehre von d. Funktionen der Nervencentra d. Frosches. Berlin 1869. C. m. W. 1868, 690 u. 705. P. A. **13**, 1876, 1. **14**, 1877, 412. **20**, 1879, 1. **26**, 1881, 1. **28**, 1882, 579. **34**, 1884, 450. **42**, 1888, 419. **51**, 1892, 570. **76**, 1899, 411. Arch. f. Psychiatr. **21**, 1890. Neurol. Centralbl. 1893, 327. — 5. *Steiner:* Die Funktionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese. Braunschweig 1888. — 6. *Vulpian:* C. r. **102**, 1886, 1526. **103**, 1886, 620. — 7. *Schrader:* P. A. **41**, 1887, 75. **44**, 1889, 175. D. m. W. 1890, Nr. 15. — 8. *Rothmann:* C. P. **23**, 1909, 532 u. 537. — 9. *v. Wittich:* Z. r. M. (3) **31**, 1868. P. A. **2**, 1869, 329. — 10. *Exner:* S. W. A. **58**, 1868. P. A. **7**, 1873, 601. **11**, 1875, 403. — 11. *v. Kries* u. *Auerbach:* A. P. 1877, 297. — 12. *v. Vintschgau* u. *Hönigschmied:* P. A. **10**, 1875, 1. **12**, 1876, 87. **14**, 1877, 529. **16**, 1878, 316. **22**, 1880, 87. — 13. *Goldscheider:* P. A. **39**, 1886, 96. A. P. 1887, 469. 1888, 424. — 14. *v. Vintschgau* u. *Steinach:* **41**, 1887, 367. **43**, 1888, 152. — 15. *Moldenhauer:* P. S. **1**. — 16. *Vasehide:* C. P. **15**, 1901, 497. — 17. *Lange:* P. S. **4**, 479. — 18. *v. Helmholtz:* Monatsber. d. Berl. Akad. Juni 1871. *Baxt:* P. A. **4**, 1871, 325. — 19. *Kräpelin:* Über die Beeinfluss. einfach. psych. Vorgänge durch einige Arzneimittel. Jena 1892. M. m. W. 1899, 1365. — 20. *v. Vintschgau* u. *Durig:* **69**, 1898, 307. — 21. *Kohlschütter:* In.-Diss. Leipzig 1862. Z. r. M. (3), **17**, 1863, 209. — 22. *Mönninghoff* u. *Piesbergen:* Z. B. **19**, 1883, 114. Vgl. *Michelson:* In.-Diss. Dorpat 1891. Krä-

pelins Psychol. Arbeiten 2, 1897, 84. — 23. *Heidenhain:* Der sog. tierische Magnetismus. Leipzig 1880. *Preyer:* Der Hypnotismus. Wien u. Leipzig 1890. *Forel:* Der Hypnotismus. 4. Aufl. Stuttgart 1902. *Moll:* Der Hypotismus. 4. Aufl. Berlin 1907. *Wundt:* Hypnotismus und Suggestion. 2. Aufl. Leipzig 1911. — 24. *Heubel:* P. A. **14**, 1877, 158. — 25. *Verworn:* Die sogenannte Hypnose der Tiere. Jena 1898. — 26. *Gall* u. *Spurzheim:* Anatomie et physiologie du système nerveux. Paris 1810—1819. — 27. Zusammenfassende Darstellung: *v. Monakow:* E. P. **1**, 2, 1902, 534. **3**, 2, 1904, 100. **6**, 1907, 334. — 28. *Brodmann:* Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde. Leipzig 1909. — 29. *Fritsch u. Hitzig:* A. A. P. 1870, 300. 1871. 1873. Arch. f. Psychiatrie **3**, 1872. — 30. *Ferrier:* Vorles. über Hirnlokalisation. Deutsch von M. Weiss. Leipzig u. Wien 1892. — 31. *Talbert:* A. P. 1900, 195. — 32. *Bubnoff* u. *Heidenhain:* P. A. **26**, 1881, 137 u. 546. — 33. *Kolmer:* A. m. A. **57**, 151. — 34. *Ramón y Cajal:* Studien über d. Hirnrinde des Menschen. Übersetzt von Bresler. 1. Sehrinde. 2. Bewegungsrinde. 3. Hörrinde. Leipzig 1900 u. 1902. — 35. *Probst:* A. A. 1902, Suppl., 147. — 36. *Rothmann:* A. P. 1902, Suppl., 440. — 37. *v. Bechterew:* Physiol. d. motor. Hirnrindenregion 1886. Arch. slav. de biol. 1886, 191. Neurol. Centralbl. 1898, 148. — 38. *Soltmann:* C. m. W. 1875, 209. Jahrb. f. Kinderheilk. **9**, 1876, 106. **11**, 1878, 101. — 39. *Broca* u. *Richet:* C. r. soc. biol. 1896, 1083. C. r. **124**, 1897, 96, 573, 697. A. d. P. (5), **9**, 1897, 864. — 40. *Levy:* J. o. P. **26**, 1900, 210. — 41. *Scheven:* Arch. f. Psychiatr. **39**, 1904, 169. — 42. *Minkowski:* In.-Diss. Königsberg 1881. — 43. *Hering:* C. P. **12**, 1898, 313. — 44. *H. Munk:* Sitz.-Ber. d. Preuß. Akad. d. Wiss. 1903, 1038. — 45. *Beevor* u. *Horsley:* Phil. Transact. **181** (B), 1891, 49 u. 129. **185**, 1895, 39. J. o. P. **23**, Suppl., 1899, 10. — 46. *Franck* u. *Pitres:* A. d. P. 1883. 1. 1885, 149. *Franck:* Leçons sur les fonctions motrices du cerveau. Paris 1887. — 47. *Gad* u. *Orschansky:* A. P. 1887, 363. — 48. *Werner:* Neurol. Centralbl. 1890, Nr. 16 u. 17. Allg. Zeitschr. f. Psychiatr. **52**, 1895, 134. — 49. *Luciani* u. *Tamburini:* Sulle funzione del cervello. Reggio-Emilia 1878. — 50. *Krause:* A. P. 1884, 203. — 51. *Katzenstein:* A. P. 1905, 396. C. P. **22**, 1908, 357. — 52. *Semon* u. *Horsley:* D. m. W. 1890, 672. — 53. *Onodi:* Die Anatomie u. Physiol. d. Kehlkopfnerven. Berlin 1902. — 54. *Klemperer:* Neurol. Centralbl. 1896, 165. — 55. *Bechterew* u. *Ostankoff:* Neurol. Centralbl. **13**, 1893. 580. — 56. *Trapeznikow:* In.-Diss. Petersburg 1897. — 57. *Réthi:* Wien. med. Presse 1894, 35. — 58. *Grünbaum* u. *Sherrington:* P. R. S. **69**, 1902, 206. **72**, 1904, 152. *Brown* u. *Sherrington:* J. o. P. **43**, 1911, 209. — 59. *Bickel:* P. A. **72**, 1898, 190. — 60. *Verworn:* A. P. 1900. Suppl., 105. — 61. *Kalischer:* Sitz.-Ber. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wiss. 1900, 722. 1901, 428. F. M. 1900, 641. Das Großhirn der Papageien in anatomischer u. physiolog. Beziehung. Abhandl. der Königl. Preuß. Akad. d. Wiss. 1905. — 62. *Hitzig:* Hughlings-Jackson u. die motorischen Rindencentren im Lichte physiolog. Forschung. Berlin 1901. — 63. *Unverricht:* Arch. f. Psychiatr. **14**, 1880, 175. V. C. M. 1887, 192. D. a. k. M. **44**, 1. **46**, 1888, 413. — 64. *Landois:* Wien. med. Presse 1887, Nr. 7—9. D. m. W. 1887, 685. Die Urämie. Wien u. Leipzig 1891. — 65. *Blumenreich* u. *Zuntz:* A. P. 1901, Suppl., 266. Arch. f. Gynäk. **65**, Heft 3. — 66. *H. Munk:* Funktionen d. Großhirnrinde. 2. Aufl. Berlin 1890. Funktionen von Hirn und Rückenmark. Berlin 1909. Sitz.-Ber. d. Preuß. Akad. d. Wiss. 1892, 679. 1893, 759. 1894, 823. 1895, 595. 1896, 1131. 1899, 936. 1900, 770. 1901, 1149. 1903, 1038. 1910, 996. A. P. 1902, 545. — 67. *Morowska-Oscherowitsch:* C. P. **24**, 1910, 393. — 68. *Hering* u. *Sherrington:* P. A. **68**, 1897, 222. *Hering:* P. A. **70**, 1898, 559. Zusammenfassende Darstellung: E. P. **1**, 2, 1902, 503. — 69. *Fano* u. *Libertini:* A. i. B. 1895, 438. — 70. *Frankl-Hochwart* u. *Fröhlich:* Jahrb. f. Psychiatr. **22**, 1902, 76. — 71. *Hitzig:* Physiolog. u. klin. Untersuchungen über das Gehirn. Berlin 1904. — 72. *v. Tschermak:* Physiologie d. Gehirns in Nagels Handbuch d. Physiol. **4**, Braunschweig 1905. — 73. *Kurzweil:* P. A. **129**, 1909, 607. — 74. *M. Minkowski:* P. A. **141**, 1911, 171. — 75. *Campbell:* P. R. S. **72**, 488. Histological studies on the localisation of cerebral function. Cambridge 1905. — 76. *Gudden:* Arch. f. Psych. **2**. Arch. f. Ophthalm. **20**. **21**, 25. Gesammelte Abhandlungen. Wiesbaden 1889. — 77. *v. Monakow:* Arch. f. Psych. **23**, 1891, 609. **24**, 1892, 229. **27**, 1895. — 78. *Berger:* Arch. f. Psych. **33**, 1900. — 79. *Ferrier* u. *Turner:* P. R. S. **62**, 1897, 1. Journ. of Anat. and Physiol. **31**, 1897, 627. — 80. *Edinger:* Vorles. über d. Bau d. nervös. Centralorgane. Leipzig 1904. — 81. *Baginsky:* Neurol. Centralbl. **9**, 1890, 458. — 82. *Zuckerkandl:* Über das Riechcentrum. Stuttgart 1887. — 83. *Eulenburg* u. *Landois:* C. m. W. 1876, Nr. 15. V. A. **68**, 1876, 245. — 84. *Hitzig:* C. m. W. 1876, 323. — 85. *Wood:* Smithson. Contribut. Knowl. Washington 1880. — 86. *White:* J. o. P. **11**, 1890, 1. **12**, 1891, 233. — 87. *White* u. *Washbourn:* J. o. P. **12**, 1891, 271. — 88. *Bochefontaine:* A. d. P. 1876, 140. 1883, 34. — 89. *Weber:* A. P. 1906, Suppl., 495. Der Einfluß psychischer Vorgänge auf den Körper, insbesondere auf die Blutverteilung. Berlin 1910. — 90. *Danilewsky:* P. A. **11**, 1875, 128. — 91. *Balogh:* Jahresber. f. Anat. u. Physiol. 1876, 2. Abt., 38. — 92. *Spencer:* P. R. S. **55**, 1894, 61. — 93. *Marrakis* u. *Dontas:* A. P. 1905, 473. — 94. *Unverricht:* V. 7. C. M. Wiesbaden 1888. Neurol. Centralbl. 1888, 274. — 95. *Preobraschensky:* W. k. W. 1890, 41. — 96. *Bechterew* u. *Mislawsky:* Neurol.

Centralbl. **7**, 1888, 505, 563. **8**, 1889, 190. **10**, 1891, 481. **12**, 1893, 81. 1900, 386. A. P. 1889, Suppl., 243. 1891, 380. 1899, 25. — 97. *v. Pfungen:* P. A. **114**, 1906, 386. — 98. *Mislawsky:* C. r. soc. biol. 1887, 214. J. o. P. **29**, 1903, 15. — 99. *Bechterew:* A. P. 1905, 297 u. 524. — 100. *Lewinsohn:* Zeitschr. f. Augenheilk. **8**, 1903, Heft 5. A. P. 1902, 557. — 101. *Weber:* C. P. **20**, 1906, 265 u. 353. — 102. *Lieben:* C. P. **20**, 1906, 485. — 103. *Lewandowsky* u. *Simon:* P. A. **129**, 1910, 240. — 104. *Holmes* u. *Page-May:* Brain. 1909, 1. — 105. *v. Bechterew:* Physiol. de la région motrice. Arch. slav. de biol. **3**, 1885, 207 u. 293. **4**, 1886, 1. — 106. *Charcot* u. *Pitres:* Les centres corticaux moteurs. Paris 1895. Arch. clin. de Bordeaux **3**, 1895, 389. — 107. *Hirt:* B. k. W. 1887, Nr. 27. — 108. *Exner:* Lokalisat. d. Funktionen d. Großhirnrinde d. Menschen. Wien 1881. — 109. *Déjérine:* C. r. soc. biol. 1891, 155. — 110. *zur Verth:* Mitt. aus d. Grenzgeb. d. Med. u. Chirurg. **14**. 1905, 195. — 111. *Sahli:* D. A. k. M. **86**, 1905, 1. — 112. *Seiamanna:* A. i. B. 1883, 441. Arch. di psichiat. 1890, 197. — 113. *v. Bechterew:* A. P. 1899, Suppl., 543. — 114. *Flechsig:* Neurol. Centralbl. 1894, 606. 1895, 1118, 1177. 1898, 977. 1899, 1060. 1903, 202. C. P. 1896, 325. A. i. B. **36**, 1901, 30. Gehirn und Seele. Leipzig 1896. Die Lokalisation d. geistigen Vorgänge. Leipzig 1896. L. B. 1904, 11. A. A. 1906, 337. — 115. *Henschen:* Klin. u. anat. Beitr. z. Pathol. d. Gehirns. Upsala 1890—94. Brain **16**, 1893, 170. Intern. med. Congr. Rom 1894. — 116. *Sachs:* Der Hinterhauptslappen. Leipzig 1892. — 117. *Laqueur* u. *Schmidt:* V. A. **158**, 1900, 466. *Laqueur:* V. A. (17), **5**, 1904, 407. — 118. *Wilbrand:* Hemianopsie. Berlin 1881. — 119. *Stauffer:* Hemianopsie und Hinterhauptslappenverletzung. Marburg 1890. — 120. *Foerster:* Arch. f. Ophthalm. **36**, 1890, 94. — 121. *Groenouw:* Arch. f. Psychiatr. **23**, 1891, 339. — 122. *Steffan:* Graefes Archiv. **43**, 1897. — 123. *J. Müller:* Über die phantastischen Gesichtserscheinungen. 1826. — 124. *Nothnagel:* Topische Diagnostik der Gehirnkrankheiten. Berlin 1879. — 125. *Wernicke:* Der aphasische Symptomenkomplex. Breslau 1874. Der aphasische Symptomenkomplex. Deutsche Klinik. Wien 1903. — 126. *Naunyn:* V. 6. C. M. 1887. — 127. *Hösel:* Neurol. Centralbl. 1891. Arch. f. Psych. **24**, 1892, 452. — 128. *Redlich:* W. k. W. 1893, Nr. 24—30. — 129. *Liehtheim:* Brain **7**, 1885, 447. D. A. k. M. **36**, 222. — 130. *v. Monakow:* E. P. **6**, 1907, 334. — 131. *Broca:* Bull. soc. anat. 1861, 330. 1863, 200. 1864, 293. 1865, 377. — 132. *Merkel:* Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. **13**, 1904, 708. — 133. *Gaupp:* Über die Rechtshändigkeit d. Menschen. Samml. anat. u. phys. Vorträge. 1. Heft. Jena 1909. — 134. *Weber:* C. P. **18**, 1904, 341 u. 425. Ursachen u. Folgen d. Rechtshändigkeit. Halle a. S. 1905. — 135. *Hitzig:* Arch. f. Psychiatr. **15**. — 136. *Kalischer:* C. P. **24**, 1910, 716. — 137. *H. Munk:* Sitz.-Ber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1901, 1149. — 138. *v. Monakow:* E. P. **3**, 2, 1904, 100. — 139. *Gubler:* Gaz. hebd. 1856, Nr. 43 u. ff. 1859, Nr. 1, 4, 6. — 140. *Schüller:* C. P. **16**, 1902, 222. Jahrb. f. Psych. u. Neurol. **22**, 1902, 90. P. A. **91**, 1902, 477. — 141. *Aronsohn* u. *Sachs:* P. A. **37**, 1885, 232. *Aronsohn:* V. A. **169**, 1902, 501. — 142. *Nikolaides* u. *Dontas:* A. P. 1911, 249. — 143. *Probst:* D. Zeitschr. f. Nervenheilk. **13**, 1898. **17**, 1900. Monatsschr. f. Psychiatr. **7**, 1900. Arch. f. Psychiatr. **33**, 1900. 721. W. k. W. **15**, 1902, 932. A. A. 1902, Suppl., 147. — 144. *Wallenberg:* Neurol. Centralbl. **20**, 1901, 50. — 145. *v. Monakow:* Arch. f. Psychiatr. **27**, 1895. Gehirnpathologie. 2. Aufl. Wien 1904. — 146. *Nothnagel:* Z. k. M. **16**, 1889, 424. — 147. *Bechterew:* V. A. **110**, 1887, 102 u. 322. Neurol. Centralbl. 1894, 584. — 148. *Bechterew* u. *Mislawsky:* Neurol. Centralbl. **10**, 481. — 149. *Karplus* u. *Kreidl:* P. A. **129**, 1909, 138. **135**, 1911, 401. **143**, 1911, 109. — 150. *Wilbrand* u. *Saenger:* Die Neurologie d. Auges. Wiesbaden 1904. — 151. *Ferrier* u. *Turner:* Brain **24**, 1900, 27. — 152. *Bach:* Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilkunde **17**, 1900, 428. — 153. *Bach* u. *Meyer:* Graefes Arehiv **55**, 1903. — 154. *Probst:* A. A. 1902, Suppl., 147. — 155. *Nothnagel:* Brain 1889, Juli. — 156. *Bechterew:* P. A. **33**, 1884, 413. Neurol. Centralbl. 1894, 706. — 157. *Knoll:* Eckhards Beitr. z. Anatomie u. Physiol. **4**, 3. S. W. A. **94**, 3. Abt., 1886, 239. — 158. *Schwahn:* Eckhards Beitr. z. Anat. u. Physiol. **8**, 1879, 149. **9**, 1881, 193. — 159. *Luciani:* Das Kleinhirn. Deutsche Ausgabe. Leipzig 1893. E. P. **3**, 2, 1904, 259. — 160. *Lewandowsky:* A. P. 1903, 129. — 161. *Probst:* Arch. f. Psych. **33**, 1900, 1. **35**, 1903, 692. — 162. *H. Munk:* Sitz.-Ber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1906, 443. 1907, 16. 1908, 294. — 163. *Anton:* Wien. klin. Wochenschr. **16**, 1903, 1349. — 164. *Key* u. *Retzius:* Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Stockholm 1875. — 165. *Blumenthal:* E. P. **1**, 1, 1902, 285. — 166. *Spina:* P. A. **83**, 1900, 120. — 167. *Resnikow* u. *Dawidenkow:* Zeitschrift f. d. ges. Neurol. u. Psychiatr. **4**, 1911, 129. — 168. *Mosso:* Über den Kreislauf d. Blutes im menschlichen Gehirn. Leipzig 1881. — 169. *Grashey:* Experim. Beitr. z. Lehre v. d. Blutcirculation in der Schädel-Rückgratshöhle. Festschrift f. A. Buchner. München 1892. — 170. *Naunyn* u. *Schreiber:* A. P. P. **14**, 1881, 1. — 171. *Falkenheim* u. *Naunyn:* A. P. P. **22**, 1887, 261.

Physiologie der Sinneswerkzeuge.

297. Einleitende Vorbemerkungen.

Erfordernisse für das Zustandekommen der Sinneswahrnehmungen.

Die Sinnesorgane haben die Aufgabe, von den Erscheinungen der Außenwelt Eindrücke auf die Psyche zu übertragen: sie sind die vermittelnden Werkzeuge der sinnlichen Wahrnehmungen. Damit solche zustande kommen, muß folgenden Erfordernissen genügt sein: — 1. Das mit seinen spezifischen Endapparaten ausgerüstete Sinnesorgan muß in seinen anatomischen Bestandteilen intakt und physiologisch funktionsfähig sein. — 2. Es muß ein „spezifischer" Reiz (s. unten) vorhanden sein, der in normaler Weise das Endorgan erregend trifft. — 3. Es muß vom Sinnesorgan durch die Bahn des betreffenden Sinnesnerven eine ununterbrochene Leitung zum Großhirn vorhanden sein. — 4. Es muß bei der Einwirkung der Erregung die psychische Tätigkeit (Aufmerksamkeit) auf den Erregungsvorgang gerichtet sein; — so entsteht zunächst die Empfindung (z. B. des Lichtes, des Schalles) durch das Sinnesorgan. — 5. Wird nun endlich durch einen psychischen Akt die Empfindung auf die äußere Ursachen bezogen, (ein Vorgang, der sich innerhalb der Großhirnrinde der psychosensoriellen Centren vollzieht, § 291. II) — so kommt es zur bewußten sinnlichen Wahrnehmung.

Reflexe von den Sinnesorganen aus.

Die Sinnesnerven stehen außer mit der Großhirnrinde mit tiefer gelegenen Centren in Verbindung, in denen Reflexe ausgelöst werden können. Derartige Reflexe dienen z. B. dazu, zu starke Reize von den Sinnesapparaten fernzuhalten und diese zu schützen.

Homologe und heterologe Reize.

Unter den Reizen, welche den Endapparat des Sinneswerkzeuges treffen, unterscheidet man: — 1. Adäquate oder homologe oder spezifische Reize, d. h. solche, für deren erregende Tätigkeit das Organ besonders gebaut ist, wie die Stäbchen und Zapfen der Netzhaut für die Schwingungen des Lichtäthers. Diese Reize wirken nur auf den Endapparat des betreffenden Sinnesorgans, z. B. ist Licht, auf den Stamm des bloßgelegten Sehnerven geworfen, völlig wirkungslos. — 2. Inadäquate oder heterologe Reize, d. h. alle übrigen Reize, welche überhaupt nervöse Apparate zu erregen vermögen (mechanische, thermische, chemische, elektrische, innere somatische). Diese Reize sind wirksam auf die nervösen Bestandteile der Sinneswerkzeuge in ihrem ganzen Verlaufe von dem Endapparate bis zur Hirnrinde. Dabei lösen die inadäquaten Reize aber in jedem Sinnesorgan immer nur diejenige Sinnesempfindung aus, welche auch bei adäquater Reizung entsteht, im Sehorgane immer nur Gesichtsempfindungen, im Gehörorgane immer nur akustische Empfindungen (z. B.

Funkensehen beim Schlag aufs Auge, Ohrenklingen bei Blutwallung zum Kopfe, Geschmacksempfindung bei Reizung der Chorda tympani in der eröffneten Paukenhöhle usw.). Es kommt also jedem Sinnesorgan eine besondere Art der Sinnesempfindung zu, die von jedem Reiz, der die nervösen Teile des Sinnesorgans überhaupt zu erregen vermag, ausgelöst wird, aber von der Art des Reizes selbst nicht abhängt: Gesetz der spezifischen Sinnesenergien[1] von *Johannes Müller*. Es kann also derselbe Reiz in verschiedenen Sinnesorganen verschiedene Sinnesempfindungen und umgekehrt verschiedene Reize in demselben Sinnesorgan gleichartige Sinnesempfindungen auslösen.

Gesetz der spezifischen Sinnesenergien.

Die homologen Reize sind für die Sinnesorgane nur in einer gewissen Breite der Stärke wirksam. Ganz schwache Reize sind unwirksam. Derjenige Grad der Stärke der Reizung, bei welchem die erste Spur der Empfindung anhebt, wird die „Schwelle" der Empfindung oder der „Schwellenwert" genannt. (Über die absolute und specifische Schwelle vgl. § 311.) Mit zunehmender Stärke des Reizes wächst auch die Intensität der Empfindung. Es entsteht nun die Frage, in welcher Beziehung die Veränderung der Empfindungsstärke zu der Veränderung der Reizstärke steht. *E. H. Weber*[2] untersuchte diese Frage in der Weise, daß er feststellte, um wieviel ein Reiz von bestimmter Größe sich ändern muß, damit ein eben merklicher Unterschied in der Stärke der Empfindung eintritt, oder mit anderen Worten, um wieviel zwei verschieden starke Reize sich voneinander unterscheiden müssen, damit sie eben als verschieden stark empfunden werden. Er fand, daß der Zuwachs des Reizes, welcher eine eben merkliche Verschiedenheit der Empfindung hervorbringt, stets denselben Bruchteil der Größe des Anfangsreizes beträgt, oder mit anderen Worten, stets im gleichen Verhältnis zur Größe des Anfangsreizes steht: *Weber*sches Gesetz.

Stärke und Grenze der Reize.

Schwelle.

Webersches Gesetz.

Weber[2] prüfte die Druckempfindungen, welche beim Aufsetzen verschieden schwerer Gewichte auf die Haut ausgelöst werden. Er fand, daß an den Fingerspitzen noch Gewichte als verschieden eben wahrgenommen werden, die sich wie 29 : 30 verhalten, also z. B. Gewichte von 14,5 und 15,0 — 29 und 30 — 290 und 300 Gewichtseinheiten. Die absolute Größe des Gewichtszuwachses ist in diesen Beispielen sehr verschieden, dagegen beträgt der Zuwaehs stets denselben Bruchteil des Anfangsgewichtes, nämlich $^1/_{29}$.

Fechner[3] verallgemeinerte das *Weber*sche Gesetz, indem er annahm, daß der eben merkliche Empfindungszuwachs stets eine Vermehrung der Empfindungsstärke von gleicher Größe darstellt. Das Gesetz würde sich dann so ausdrücken lassen: Die Stärke der Empfindung wächst immer um den gleichen Betrag, wenn die Stärke des Reizes in einem bestimmten Verhältnis (um einen bestimmten Bruchteil der absoluten Größe) zunimmt. Da die Logarithmen der Zahlen um die gleiche Größe wachsen, wenn die Zahlen in einem bestimmten Verhältnis zunehmen, so kann man das Gesetz endlich auch so formulieren: Die Stärke der Empfindung wächst nicht wie die absolute Größe der Reize, sondern wie die Logarithmen der Reizgrößen: *Fechners* psychophysisches Gesetz. — Die allgemeine Gültigkeit dieses Gesetzes ist jedoch von verschiedenen Seiten bestritten worden.

Fechner's psychophysisches Gesetz.

Zu intensiv einwirkende spezifische Reize erregen eigentümliche schmerzhafte Gefühle, z. B. Gefühl der Blendung, der Betäubung des Ohres usw.

Die Sinnesorgane reagieren weiterhin auf die adäquaten Reize nur innerhalb bestimmter Grenzen derselben, z. B. das Ohr auf Schwingungen

Grenzen der Reize.

tönender Körper nur für einen gewissen Umfang der Schwingungszahlen, oder die Netzhaut nur für die Schwingungen des Lichtäthers zwischen rot und violett, jedoch nicht für die Wärmeschwingungen mehr und auch nicht für die chemiseh wirksamen Schwingungen.

Nachempfindungen. Als Nachempfindungen bezeichnet man die Erscheinung, daß die Empfindungen in der Regel länger dauern als der Reiz; hierher gehören die Nachbilder, anhaltende Empfindung nach Druck auf die Haut u. dgl. *Subjektive Empfindungen.* — Subjektive Empfindungen kommen dadurch zustande, daß Reize aus inneren, somatischen Ursachen den Nervenapparat des Sinneswerkzeuges erregen. Den höchsten Grad derselben, meist auf krankhaften Reizungen *Halluzinationen und* der psychosensoriellen Rindencentra beruhend, bezeichnet man als Halluzinationen, z. B. wenn ein Delirant Gestalten sieht oder Stimmen vernimmt, die gar nicht vorhanden sind. Im Gegensatze zu diesen bezeichnet *Illusionen.* man als Illusionen die Modifikationen einer wirklich vorhandenen Empfindung dureh die Psyche; wenn z. B. das Rollen eines Wagens für Donner gehalten wird.

Der Gesichtssinn.[4]

298. Anatomisch-histologische Vorbemerkungen.

I. Tunica externa sive fibrosa bulbi, bestehend aus Cornea und Sclera.

Cornea. **Die Cornea** — wird der Einfachheit wegen als gleichmäßig kugelförmig gewölbt angenommen, obschon sie eigentlich von dieser Gestalt abweicht. Sie gleicht vielmehr dem Scheitelabschnitte eines etwas schiefliegenden Ellipsoides, welches man sich durch Umdrehung einer Ellipse um ihre große Achse entstanden denken muß; doch kommen mannigfaltige Abweichungen von einer derartigen regelmäßigen Gestaltung vor (*Laqueur*[5]). Sie ist überall annähernd gleich dick, nur bei Neugeborenen im Centralbezirke etwas dicker, beim Erwachsenen etwas verdünnt. Die Hornhaut hat folgende Schichten: — 1. Das 0,03 *mm* *Vorderes Epithel.* dicke, vordere, geschichtete, kernhaltige Epithel (Fig. 212. *a*). — 2. Die Lamina elastica anterior (*Bowman*sche Membran), eine strukturlose, 0,01 *mm* dicke, durch *Bowmansche Membran.* Reagentien fibrillär erscheinende Schicht *(b),* die rückwärts allmählich übergeht in die: — 3. Substantia propria corneae, bestehend aus doppelbrechenden Fasern, die sich aus *Corneasubstanz.* zartesten Bindegewebsfibrillen zusammensetzen. Diese Fasern sind zu etwa 60 mattenartigen Lamellen *(l)* miteinander verflochten, welche schichtenweise übereinander gelagert und verkittet sind. In den Lücken der Geflechte befindet sich ein System zusammenhängender Hohlgänge (Fig. 211), welche eine Art von Wandungsschicht erkennen lassen. Diese anastomosierenden Gänge sind lymphatischer Natur (§ 132. 1) und stehen weiterhin mit Lymphgefäßen der Conjunctiva in Verbindung. In den Lücken liegen die fixen Hornhautzellen (Fig. 212. *c*), sternförmige Bindesubstanzzellen mit großem Kerne, *Descemetsche Membran.* und Wanderzellen (Leukocyten). — 4. Die Lamina elastica posterior (*Descemet*sche oder *Demours*sche Membran), strukturlos, 0,006 *mm* dick. Diese Membran ist sehr zäh und (bei Entzündungen u. dgl.) widerstandsfähig; wird sie abpräpariert, so rollt sie sich nach der konvexen Seite um. — 5. Das hintere, einschichtige Hornhautendothel besteht *Hinteres Corneaendothel.* aus flachen, polygonalen kernhaltigen Zellen *(e),* welche sich vom Rande der Hornhaut auf die vordere Fläche der Iris fortsetzen *(e).* — Die Nerven der Hornhaut (aus den Nn. *Nerven.* ciliares longi et breves stammend, § 263. I) treten von der Umrandung der Hornhaut als Stämmchen anfangs markhaltiger Fasern ein. Weiterhin geht die Markhülle verloren, sie bilden im Hornhautrande ein Geflecht, und die zerteilten nackten Fibrillen dringen nun in die Epitheliallage ein, verzweigen sich, senkrecht aufsteigend, nochmals und endigen schließlich zwischen den Epithelien als feinste (durch Behandlung mit Goldchlorid sichtbare) *Gefäße.* Fäserchen mit punktförmigen Knöpfchen. — Blutgefäße besitzt nur der äußerste Hornhautrand. Die Hornhaut wird von diesem äußeren Rande aus ernährt.

Die Cornea enthält Collagen und Mucin (kein Chondrin), in dem vorderen Epithel 2 Globuline. Das „Membranin“ der *Descemet*schen Haut (durch Trypsin verdaulich) steht zwischen Elastin und Mucin (*Mörner*[6]).

Die Sclera — ist eine derbe, fibröse, aus äquatorial *(p)* und meridional *(o)* verlaufenden Bindegewebsbündeln mit vielen elastischen Fasern gewebte Haut. In ihren Spalträumen, die mit denen der Cornea zusammenhängen, liegen teils farblose und pigmentierte flache Bindegewebszellen, teils wandernde Lymphzellen. Sie enthält nur wenige Blutgefäße, die unter ihrer inneren Oberfläche ein weitmaschiges Capillarnetz bilden. Andere Gefäße flechten um den eintretenden Sehnerven einen arteriellen Gefäßkranz. Selten hat die Sclera die Gestalt einer Kugel, vielmehr ist sie einem Ellipsoid ähnlich, das entstanden gedacht werden muß durch die Rotation einer Ellipse entweder um deren kleine Achse (kurze Augen) oder um deren große Achse (lange Augen). *Sclera.*

II. Tunica media sive vasculosa bulbi, bestehend aus Chorioidea, Ciliarfortsätzen und Iris. *Uvealtrakt.*

Die **Chorioidea** führt von innen nach außen die folgenden Schichten: — 1. Die Lamina basalis, eine bis 2 μ dicke, strukturlose Haut. — 2. Die Lamina choriocapillaris s. Membrana Ruyschii, ein außerordentlich reiches Netz weiter Capillaren. — 3. Die Grenzschicht der Grundsubstanz, beim Menschen (ebenso beim Schweine) aus feinen elastischen Fasernetzen bestehend. Beim Pferd und den Wiederkäuern findet sich hier das Tapetum fibrosum, wellig verlaufende Bindegewebsbündel, welche dem Auge dieser Tiere den metallischen Glanz verleihen, bei den Raubtieren das Tapetum cellu- *Chorioidea.*

Fig. 211.

Hornhautzellen vom Menschen in den Saftlücken.

losum, mehrere Lagen übereinander geschichteter platter Zellen, die bei der Katze (nicht beim Hunde) regelmäßig angeordnete Bündeln von Kristallnadeln enthalten. — 4. Die Lamina vasculosa (Schicht der größeren Gefäße), welche in einem elastischen Netz mit pigmentierten Bindegewebskörperchen die zahlreichen von Lymphscheiden umgebenen Venen sowie die von Bindegewebsfibrillen und glatten Muskelfasern begleiteten Arterien trägt. — 5. Die Lamina suprachorioidea oder Lamina fusca. Dieselbe umfaßt den großen mit Endothel ausgekleideten, lymphatischen Periehorioidealraum, welcher von anastomosierenden, mit pigmentierten Bindegewebszellen ausgestatteten Lamellen durchzogen wird. — Bei Neugeborenen [die alle dunkelblaue Iris haben *(Aristoteles)*] ist das Uvealgewebe noch pigmentlos; bei Brünetten kommt es später zur Pigmententwicklung, bei Blonden nicht.

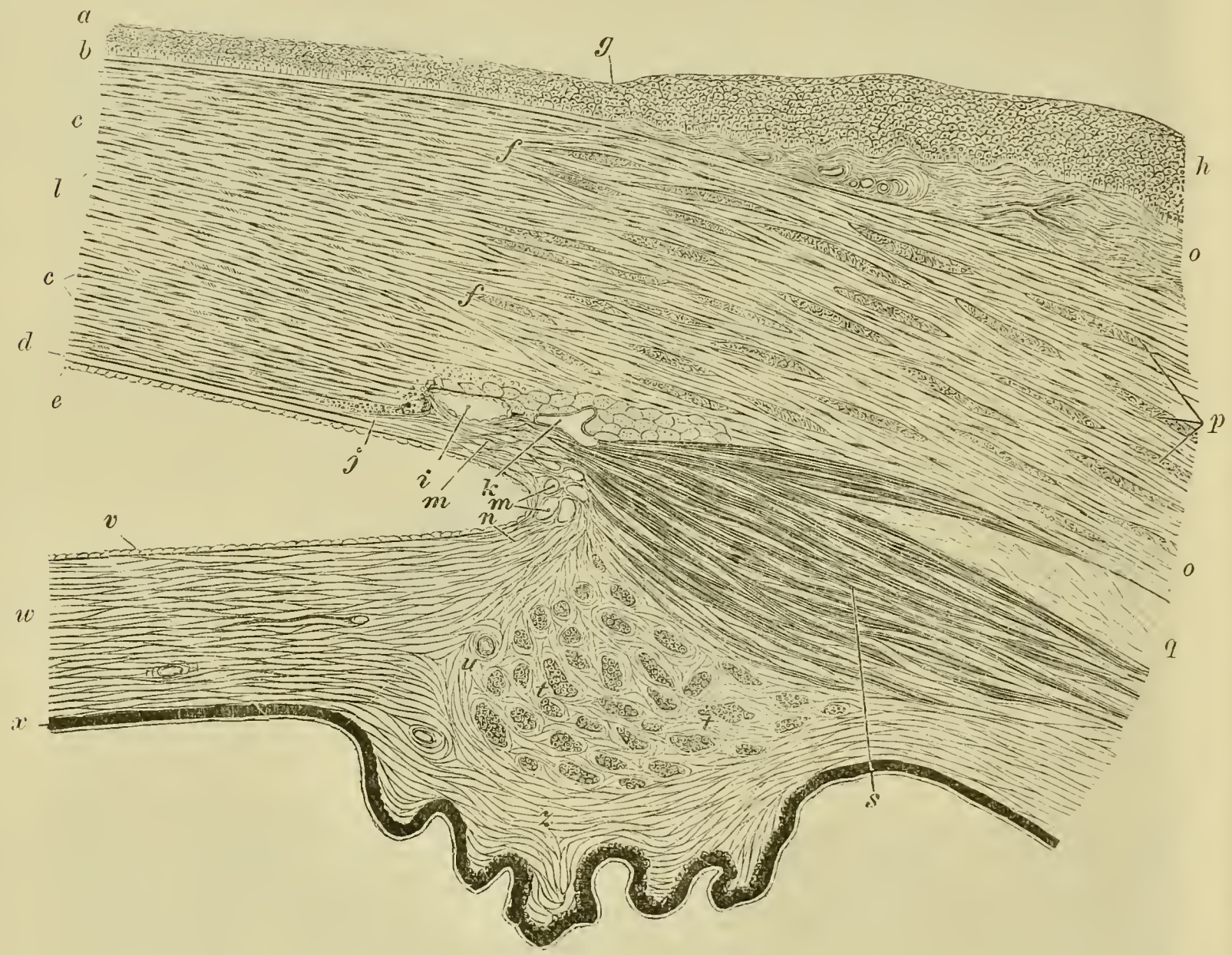
In dem **Ciliarteile der Chorioidea** — treten die pigmentierten Bindegewebskörperchen zurück. Hier liegt der aus glatten Muskelfasern bestehende Ciliarmuskel (Akkommodationsmuskel, Tensor chorioideae), der teils mit meridional verlaufenden Bündeln *(s)* (*Brückes* Muskel) von der Innenseite der Corneoscleralgrenze, unweit des Sinus venosus sclerae (*Schlemm*scher Kanal) entspringt und nach hinten in die Chorioidea ausstrahlt, — teils radiäre, zum Bulbusinnern hingerichtete Fasern führt, — teils mit mehr nach innen liegenden circulären Bündeln *(t)* durch den Ciliarrand zieht (*Heinr. Müller*s Muskel). *Ciliarteil.* *M. ciliaris.*

Die **Iris** besteht, von vorn nach hinten gezählt, aus folgenden Schichten: — 1. Das vordere Endothel, einschichtig, eine Fortsetzung des Hornhautendothels. — 2. Die vordere Grenzschicht, ein dem adenoiden Gewebe ähnliches Netzwerk, das nach hinten übergeht in — 3. Das Irisstroma (Gefäßschicht), bestehend aus Bindegewebsfasern, den zahlreichen radiär verlaufenden Gefäßen und Bindegewebszellen, die bei Brünetten pigmentiert sind. — 4. Die hintere Grenzschicht, aus dem vorderen Abschnitt der Muskelfasern des M. dilatator pupillae bestehend, s. unten. — 5. Die Pigmentschicht *(x)*. Diese wird noch über- *Iris.*

kleidet von der sehr zarten Membrana limitans iridis, welche eine Fortsetzung der Membrana limitans interna retinae bildet. Die Iris enthält zwei glatte Muskeln: — den M. sphincter pupillae, der im Irisstroma (3) liegt und die Pupille ringförmig umzieht, und — den M. dilatator pupillae. Dieser besteht aus einer zusammenhängenden Lage spindelförmiger glatter Muskelfasern, die einen vorderen kernlosen, kontraktilen und einen hinteren, kernhaltigen, pigmentierten Abschnitt besitzen. Der vordere Abschnitt bildet die hintere Grenzschicht der Iris (4), der hintere Abschnitt zusammen mit einer Lage polygonaler Pigmentzellen die Pigmentschicht (5).

Sphincter, Dilatator pupillae.

Fig. 212.



Meridionaler Durchschnitt durch die Corneo-Scleralgrenze.

a Vorderes Corneaepithel, *b Bowman*sche Membran, *c* Hornhautzellen, resp. Saftlücken. *l* Hornhautlamellen; das Ganze zwischen *b* und *d* ist die Substantia propria corneae, *d Descemet*sche Membran, *e* das hintere Hornhautendothel, *f* Übergang der Cornea in die Selera, *g* Limbus conjunctivae, *h* Conjunctiva, *i Schlemm*scher Kanal, *k Leber*scher Venenplexus, von *Leber* als zum vorigen gehörend angesehen, *mm* Maschen im Gewebe des Lig. iridis pectinatum, *n* Iriswurzel, *o* longitudinale, *p* circuläre (quergetroffene) Faserbündel der Selera, *q* Perichorioidealraum, *s* meridionale, *t* äquatorial (circulär) verlaufende Bündel des Ciliarmuskels, *u* Querschnitt einer Art. ciliaris, *v* Endothel der Iris (Fortsetzung des hinteren Hornhautendothels), *w* Substanz der Iris, *x* Pigment der Iris, *z* Ciliarfortsatz.

Pigmentepithel.

Nach innen von der Chorioidea liegt das einschichtige, aus sechseckigen 0,0135 bis 0,02 *mm* breiten, mit krystallinischem Pigment („Fuscin") erfüllten Zellen bestehende Pigmentepithel, welches eigentlich der Retina angehört. Es ist einschichtig bis zur Ora serrata; auf die Processus ciliares und die Rückseite der Iris sich fortsetzend (Fig. 212 *x*), wird es mehrschichtig. Nur bei Albinos ist es pigmentlos; desgleichen sind die obersten Zellen, welche auf den Firsten der Ciliarfortsätze liegen, stets ohne Pigment.

III. Tunica interna bulbi, bestehend aus Retina (Pars optica), sowie aus deren Fortsetzungen, den Partes ciliaris et iridica retinae.

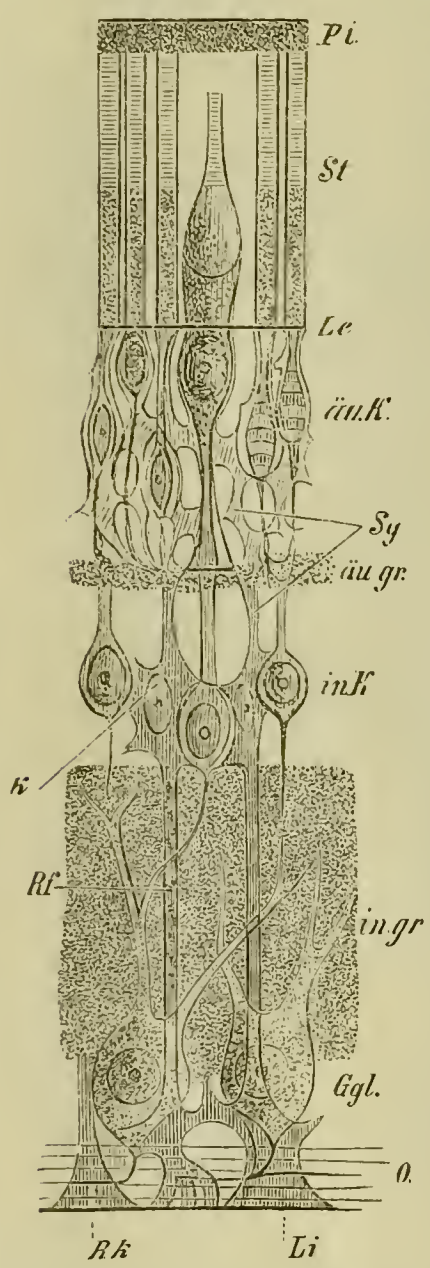
Retina.

Die Netzhaut — grenzt nach außen an das sechseckige Pigmentepithel (Fig. 213 *Pi*), welches in entwicklungsgeschichtlicher und funktioneller (§ 311) Beziehung

der Retina angehört. Die Zellen desselben sind nicht platt, sondern sie senden pigmentierte Fortsätze in die zwischen den Stäbchenenden befindlichen Lücken. Die Schichten der Netzhaut von außen nach innen sind: — 1. Die Schicht der Stäbchen *(St)* und Zapfen, das Neuroepithel (an der Eintrittstelle des Sehnerven fehlend). Stäbchen und Zapfen bestehen aus einem Außenglied und einem Innenglied. Die Außenglieder der Stäbchen (nicht der Zapfen) enthalten während des Lebens einen roten Farbstoff, den Sehpurpur (vgl. § 311). In der Macula lutea (deren gelber Farbstoff nur in den Netzhautschichten, nicht in den Zapfen liegt; nach *Gullstrand*[6a] soll die Färbung der Macula eine Leichenerscheinung, im lebenden Auge nicht vorhanden sein) finden sich nur Zapfen; in ihrer Umgebung ist je ein Zapfen von einem Kranze von Stäbchen umgeben. Je weiter in die Peripherie der Netzhaut hinein, um so spärlicher sind die Zapfen. Nächtliche Tiere (Eule, Fledermaus) besitzen entweder gar keine Zapfen oder nur verkümmerte. Die Retina der Vögel hat viele Zapfen, die der Eidechse nur Zapfen. — Stäbchen und Zapfen stehen auf der siebartig durchbrochenen Membrana limitans externa *(Le)*, beide senden Fortsätze durch die Löcher: die Zapfen zu den größeren und höher liegenden Zapfenkörnern, die Stäbchen zu den quergestreiften Stäbchenkörnern. Die Körner gehören — 2. der „äußeren Körnerschicht“ *(äu K)* an. Es folgt nun — 3. die schmale Zwischenkörnerschicht *(äu gr)* oder äußere reticuläre (granulierte, plexiforme) Schicht, — 4. die innere Körnerschicht *(in K)*. Die Zellen dieser Schicht unterscheidet man als *a)* horizontale, *b)* bipolare, *c)* amakrine Zellen (s. unten). — 5. Die innere reticuläre (granulierte, plexiforme) Schicht *(in gr)*. — 6. Ganglienzellenschicht *(Ggl)*. — 7. Die Schicht der Opticusfasern *(o)*, der Membrana limitans interna *(Li)* anliegend. Nach *Salzer*[7] existieren im ganzen 438000, nach *W. Krause*[8] aber 400000 breitere und ebenso viele feinere Opticusfasern. Zu einer jeden Opticusfaser gehören 7—8 Zapfen, etwa 100 Stäbchen und 7 Pigmentzellen (der Chorioidea). Die Opticusfasern sind nackte Achsenzylinder, sie fehlen in der Macula lutea, wo jedoch reichlich Ganglienzellen liegen.

Schichten der Retina.

Fig. 213.



Schichten der Netzhaut.

Über den Zusammenhang der nervösen Bestandteile in den verschiedenen Schichten der Netzhaut haben die neueren Untersuchungen (*Ramón y Cajal*[9] u. a.) das Folgende ergeben (Fig. 214). Die von den Stäbchen *(a)* herkommenden Fasern enden, nachdem sie die äußeren Körner *(d)* passiert haben, in der Zwischenkörnerschicht (äußeren plexiformen Schicht) *(C)* mit Knöpfchen, die Zapfenfasern unterhalb des Zapfenkornes *(c)* mit aufgefaserten Fädchen *(z)* (1. Neuron). Die in der inneren Körnerschicht *(E)* gelegenen bipolaren Zellen *(e, f)* senden einerseits ihren aufsteigenden Fortsatz in die Zwischenkörnerschicht *(C)*, wo er an den knopfförmigen Enden der Stäbchenfasern oder den aufgefaserten Enden der Zapfenfasern endet, — andrerseits ihren absteigenden Fortsatz in die innere plexiforme Schicht *(F)*, wo er mit seiner Auffaserung die Fortsätze der Ganglienzellen umspinnt (2. Neuron). Die Ganglienzellen *(G)* senden endlich ihre Achsencylinderfortsätze als Opticusfasern *(H)* zum Gehirn (3. Neuron, vgl. § 260), wo sie in den primären Opticuscentren ihr Ende finden. (Die Ganglienzellen der primären Opticuscentren und die Fasern der Sehstrahlung würden das 4. Neuron bilden.) — Die in der inneren Körnerschicht gelegenen horizontalen Zellen verbinden bestimmte Gruppen von Stäbchen mit entfernt liegenden Stäbchengruppen. Über die Bedeutung der Amakrinen (Zellen ohne langen Achsencylinderfortsatz) gehen die Ansichten noch auseinander.

Zusammenhang der nervösen Bestandteile der Retina.

Zwischen den beiden homogenen Membranae limitantes *(Li* und *Le)* liegt die nicht eigentlich bindegewebige Stützsubstanz der Netzhaut. Sie enthält die radiär alle Schichten durchsetzenden Fasern, die *Müller*schen Stützfasern (Fig. 213 *Rf*, Fig. 214 *t*), die verbreitet auf der Limitans interna beginnen *(Rk)* und in ihrem Verlaufe kernhaltige Bildungen *(k)* tragen. Im übrigen bildet die Stützsubstanz durch alle Schichten ein Netzwerk, welches für die durchtretenden nervösen Teile entsprechende Lücken läßt *(Sy)*.

Stützsubstanz.

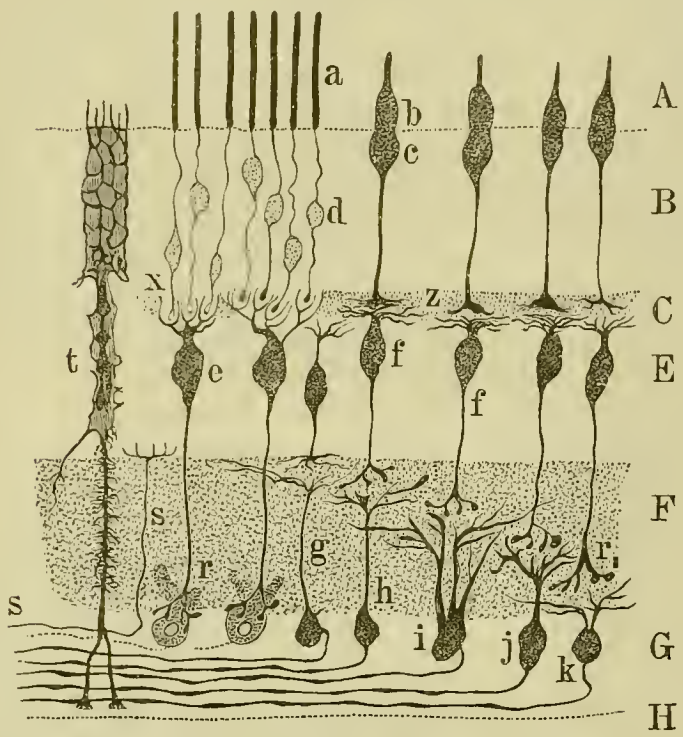
Von der Ora serrata an wird die Retina plötzlich dünn und besteht von nun an als Pars ciliaris retinae nur noch aus einer Schicht cylindrischer Zellen, welche nach innen von der Membrana limitans iridis, einer Fortsetzung der Membrana limitans retinae interna, überdeckt ist. Letztere setzt sich allein auf die hintere Fläche der Iris fort als Pars iridica retinae.

Gefäße. Die Blutgefäße der Netzhaut — liegen in den inneren Schichten bis gegen die inneren Körner hin. Dieselben stehen nur an der Eintrittsstelle des Sehnerven mit den Chorioidealgefäßen dureh feine Ästchen in Verbindung; sie besitzen perivaseuläre Lymphbahnen. Die weitaus überwiegende Mehrzahl der Capillaren nimmt ihren Weg in den Schiehten jenseits der inneren Körner. Die Fovea centralis hat keine Gefäße.

Chemie der Retina. Die (nach Belichtung sauer reagierende, vgl. *Dittler*[10]) Retina enthält in den Stäbchen und Zapfen Albumin, Neurokeratin, Nuelein und gefärbte Ölkügelehen (in den Zapfen): sog. „Chromophane". In den übrigen Sehiehten finden sieh die Bestandteile der grauen Hirnsubstanz.

Linse. Die von einer vorn diekeren, hinten dünneren, glashellen, elastisehen Kapsel umgebene **Linse** — hat an der Innenfläche der vorderen Kapselwand ein niedriges, würfelförmiges Epithel. Naeh dem Rande der Linse zu verlängern sieh diese Zellen zu einkernigen Fasern, welehe alle um den Rand der Linse umbiegen und auf beiden Seiten der Linse mit ihren Enden in je einer sternförmigen Figur (Linsenstern) zusammenstoßen und untereinander mit Kittsubstanz verbunden sind. Die Linsenfasern platten sieh gegeneinander seehseckig prismatiseh ab, die der centraleren Sehiehten sind an ihren Kanten mit Zähnchen ineinandergefügt.

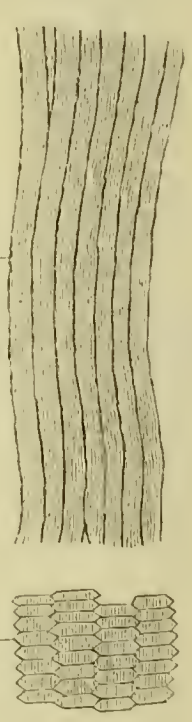
Fig. 214.



Querschnitt einer Säugetier-Retina (nach *Ramón y Cajal*).

A Schicht der Stäbchen und Zapfen. *B* Sehzellen (äußere Körner). *C* Äußere reticuläre Schicht. *E* Bipolaren (innere Körner). *F* Innere reticuläre Schicht. *G* Ganglienzellen. *H* Nervenfaserschicht. *a* Stäbchen, *b* Zapfen. *e* Ein Stäbchenbipolare. *f* Ein Zapfenbipolare. *r* Untere Ramifikation der Stäbchenbipolare. r, Untere Ramifikation der Zapfenbipolare. *ghijk* Ganglienzellen in verschiedenen Etagen von *F* sich verästelnd. *xz* Stäbchen- und Zapfenkontakt mit Bipolaren. *t Müller*sche Stützfasern. *S* Centrifugale Nervenfaser.

Fig. 215.



Der Einfaehheit wegen wird die Linse als ein bikonvexer, von kugeligen Fläehen begrenzter Körper betraehtet, dessen hintere Fläehe eine stärkere Wölbung besitzt. Tatsäehlich stellt jedoeh die vordere Fläehe einen Teil eines Ellipsoides dar, das dureh Rotation einer Ellipse um die kleine Achse entstanden gedaeht werden kann. Die hintere Fläche gleieht dem Scheitelabsehnitt eines Paraboloids, d. h. sie kann entstanden gedacht werden durch Rotation einer Parabel um ihre Aehse. Die äußeren Lagen der Linse haben ein geringeres Brechungsvermögen als die mehr und mehr naeh innen liegenden. Der mittlere Kern ist zugleieh von fester Konsisteuz und dabei stärker konvex als die Gesamtlinse. Der Rand der Linse ist immer von den Processus eiliares durch einen Zwischenraum getrennt.

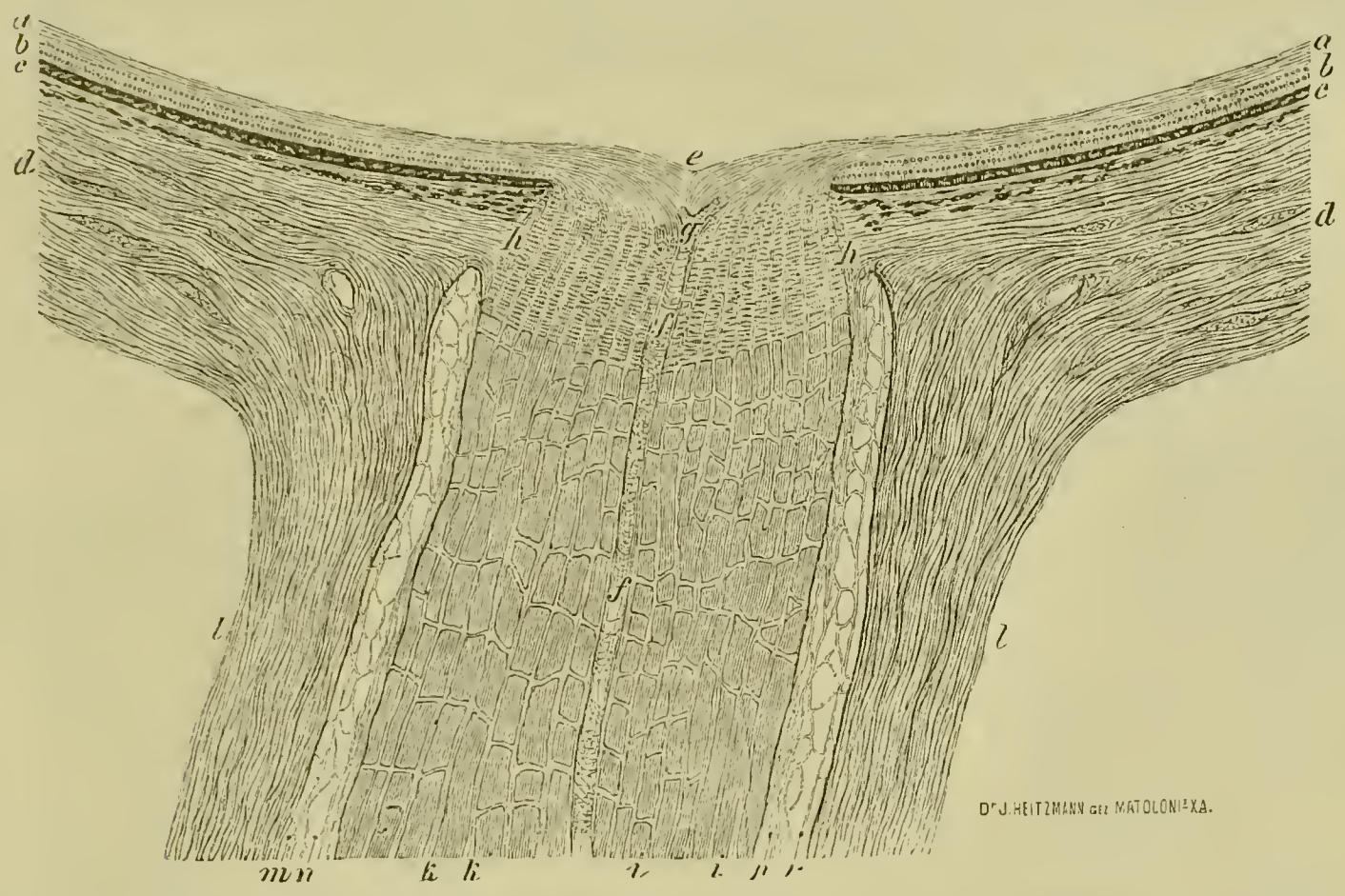
Zonula ciliaris. Die an der Ora serrata entstehende **Zonula ciliaris (Zinnii)** — legt sich als halskrausenförmig gefaltete Membran an die Pars eiliaris der Chorioidea so an, daß die Ciliarfortsätze sich in die Falten derselben hineindrücken und mit ihnen verklebt sind. Dann tritt sie zum Linsenrande, an dessen vorderem Bereiehe sie sich mit wellenförmiger Insertion befestigt. Die Zonula erhält als gespannte Membran die Linse in ihrer Lage, und sie kann so als Aufhängeband derselben gelten (Ligamentum suspensorium lentis).

Die Linse enthält in Wasser und Koehsalz lösliche (fast nur Globulin und etwas Albumin) und unlösliche Eiweißkörper (Albuminoide) (*Mörner*[6]).

Der **Glaskörper** — wird äußerlich bekleidet von der glashellen Membrana hyaloidea, auf deren Außenfläche bis zur Ora serrata die Membrana limitans retinae liegt. Von hier ab nach vorn entstehen zwischen beiden die meridional verlaufenden Fasern der Zonula ciliaris, welche mit der Glaskörperoberfläche und den Ciliarfortsätzen verklebt ist. Von der Papilla N. optici bis zur hinteren Fläche der Linsenkapsel verläuft ein 2 *mm* weiter Kanal, der (früher von Gefäßen durchzogene) Canalis hyaloideus. — Der peripherische Teil des Glaskörpers ist zwiebelschalenartig geschichtet, die Mitte homogen. — Der Glaskörper enthält in seiner, nur 1,1% Fixa besitzenden gallertartigen Masse Mucin neben Eiweiß, Globulin- und Glutinspuren (*Mörner*[6]). *Glaskörper.*

Die **Lymphbahnen** — des Auges. Zwischen Sclera und Chorioidea liegt ein lymphatischer Raum, der Perichorioidealraum (*Schwalbe*[11]). Dieser steht durch Lymphgefäße, welche perivasculär die austretenden Stämme der Vasa vorticosa Stenonis überziehen, mit *Lymphbahnen des Auges.*

Fig. 216.



Horizontalschnitt durch den Sehnerven bei seiner Insertion am Bulbus und durch die Membranen des Auges.

a innere, *b* äußere Netzhautschichten; *c* Chorioidea; *d* Sclera; *e* Excavatio papillae n. optici; *f* Arteria centralis ret. im Achsenkanal; *g* Bifurkationsstelle derselben; *h* Lamina cribrosa; *l* äußere (Dural-) Scheide; *m* äußerer (Subdural-) Scheidenraum; *n* innerer (Subarachnoideal-) Scheidenraum; *r* mittlere (Arachnoideal-) Scheide; *p* innere (Pial-) Scheide; *i* Nervenfaserbündel; *k* bindegewebige (longitudinale) Sedimente.

dem großen *Tenon*schen Lymphraum (*Schwalbe*[11]) in Verbindung, welcher zwischen Sclera und der *Tenon*schen Kapsel liegt. Nach hinten setzt sich dieser in einen, die Sehnervenoberfläche scheidenartig umhüllenden Lymphweg weiter fort; nach vorn steht er in direkter Kommunikation mit den subconjunctivalen Lymphräumen des Bulbus. — Der Sehnerv hat 3 Scheiden: — 1. die Dural-, 2. die Arachnoideal- und 3. die Pialscheide, herkommend von den gleichbenannten Hirnhäuten. Zwischen diesen 3 Scheiden liegen 2 lymphatische Räume: der Subduralraum (zwischen 1 und 2) und der Subarachnoidealraum (zwischen 2 und 3) (Fig. 216). Beide sind von Endothel ausgekleidet; feine, von einer Wand zur anderen ziehende Bälkchen sind ebenfalls überkleidet. Nach *Axel Key* u. *Retzius*[12] kommunizieren diese Lymphräume nach vorn mit dem Perichorioidealraum.

Der **Humor aqueus** — steht der Cerebrospinalflüssigkeit nahe; er enthält etwas mehr als 1% feste Bestandteile (*Cahn*[13], *v. Michel* u. *Wagner*[14]), der Hauptsache nach anorganische Stoffe: 0,7—0,8% Na Cl, daneben geringe Mengen anderer Salze, außerdem Eiweiß 0,01—0,04% (*Deutschmann*[15], *Dogiel*[16]), Traubenzucker 0,05% (*Jesner*[17], *Pautz*[18]), bei Hyperglykämie vermehrt (*Kahn*[19]), Harnstoff, Paramilchsäure (*Pautz*[18]). Nach Einwirkung äußerer Reize auf Conjunctiva oder Cornea, nach Reizung des Trigeminus oder *Humor aqueus.*

Durchschneidung des Sympathicus wird der Eiweißgehalt des Kammerwassers vermehrt und Fibrin im Kammerwasser ausgeschieden (*Gruenhagen*[20], *Jesner*[17]).

Der intraokuläre Druck. Die Flüssigkeit im Innern des Bulbus steht während des Lebens unter einem gewissen Drucke, dem „intraokulären Drucke“ (bei Menschen und Tieren zwischen 20 und 30 *mm* Quecksilber). Derselbe hängt in letzter Instanz von dem Drucke in den inneren Bulbusarterien ab und wird mit diesem steigen und fallen müssen. Man nimmt ihn wahr an der Prallheit oder Nachgiebigkeit des Bulbus beim Anfühlen; genauer kann man ihn vermittelst der Ophthalmomanometer, die durch Kanülen mit dem Innern des Auges verbunden werden, — oder der Ophthalmotonometer bestimmen, bei denen eine ebene Platte mit zunehmendem Druck gegen den Bulbus gedrückt wird, bis eine Abplattung von bestimmter Größe entsteht.

Absonderung und Man nimmt an, daß die Flüssigkeit der vorderen Kammer einem stetigen Wechsel[21] unterliegt; es wird einerseits dauernd Humor aqueus abgesondert, andrerseits fließt dauernd dieselbe Menge, wie produziert wird, wieder ab. — Für das Studium der Flüssigkeitsbewegung im Bulbus ist von *Ehrlich*[22] das Fluorescein benutzt worden, eine unschädliche Substanz, die, in den Körper gebracht, die Augenflüssigkeiten durchdringt und noch in einer Verdünnung von 1 auf 2 Mill. Wasser bei auffallendem Lichte grün fluoresziert und hierdurch erkannt werden kann. Der Flüssigkeitswechsel im Auge erfolgt jedenfalls verhältnismäßig nur langsam; für die Erneuerung des Inhaltes der vorderen Kammer sind etwa 50 Minuten erforderlich (*Leber* u. *Bentzen*[23], *Niesnamoff*[24]), nach *Wessely*[21] sogar 2 Stunden. Über die Herkunft des Humor aqueus besteht keine Übereinstimmung. Nach *Leber*[21] ist der Ciliarkörper die Sekretionsstelle desselben; durch die Pupille dringt er sodann in die vordere Augenkammer. Nach *Ehrlich*[22] wird der Humor aqueus von der Vorderfläche der Iris gebildet; nach *Hamburger*[25] haben Ciliarkörper und Iris Anteil an der Bildung. — Der *Abfluß des Kammerwassers.* Abfluß des Kammerwassers — findet im wesentlichen durch Filtration im Winkel der vorderen Kammer statt, indem dasselbe aus dem mit der vorderen Kammer zusammenhängenden Lückensystem des *Fontana*schen Raumes in die unmittelbar nach außen davon gelegenen Gefäße des Circulus venosus Schlemmii (Plexus ciliaris venosus bei Tieren) hinüberfiltriert (*Leber*[21], *Heisrath*[26]). Durch die Hornhaut hindurch tritt kein Wasser, etwas imbibiert die hinteren Schichten der Hornhaut, welche hierdurch ernährt werden können. Durch besondere ableitende Lymphgefäße findet kein Wasserabgang aus der vorderen Kammer statt. Zum Teil soll das Kammerwasser auch durch die Vorderfläche der Iris abfließen.

299. Dioptrische Vorbemerkungen.

Brechungsverhältnis. **Brechungsverhältnis** (Brechungsexponent, Brechungsindex). — Ein Lichtstrahl, welcher in der Richtung des Einfallslotes aus einem Medium in ein zweites von verschiedener Dichtigkeit übergeht, geht ungebrochen durch dasselbe hindurch. Ist also (Fig. 217) $G\,D \perp A\,B$, dann ist auch $L\,D \perp A\,B$. [Für eine ebene Fläche $A\,B$ ist das Einfallslot die Senkrechte $G\,D$. Ist die Fläche eine Kugelfläche, dann ist das Einfallslot der verlängerte Radius dieser Kugelfläche.] — Fällt jedoch der Lichtstrahl schief auf die Fläche, so daß seine Richtung mit dem Einfallslot einen Winkel bildet, so wird er „gebrochen“, d. h. aus seiner ursprünglichen Richtung abgelenkt. Der gebrochene Strahl liegt mit dem einfallenden Strahl und dem Einfallslot in derselben Ebene. Geht der einfallende Strahl aus einem dünneren Medium (z. B. Luft) in ein dichteres (z. B. Wasser) über, so wird der gebrochene Strahl zum Einfallslot hingelenkt. Geht er umgekehrt aus einem dichteren Medium in ein dünneres über, so wird er vom Einfallslote weggelenkt. Der Winkel, welchen der einfallende Strahl *(S D)* mit dem Einfallslot *(G D)* bildet *(∢ i)*, wird Einfallswinkel genannt; der, welchen der gebrochene Strahl *(D S₁)* mit dem verlängerten Lot *(D D)* bildet, heißt Brechungswinkel *(∢ r)*. Der Sinus des Einfallswinkels steht zum Sinus des Brechungswinkels in einem konstanten Verhältnis, welches nur von der Natur der beiden Medien (und der Farbe (Wellenlänge) des Lichtes) abhängt; dieses Verhältnis (Sinus des Einfallswinkels: Sinus des Brechungswinkels) wird „Brechungsexponent“ („Brechungsindex“, „Brechungsverhältnis“) genannt; also $n = \sin i : \sin r = a\,b : c\,d$. Für den Übergang eines Lichtstrahls aus Luft in Wasser ist der Brechungsexponent $= \frac{4}{3}$ (genauer $= 1{,}336$); für den Übergang aus Luft in Glas $= \frac{3}{2}$ (genauer $= 1{,}535$) *(Snellius* 1620, *Descartes)*.

Konstruktion des gebrochenen Strahles. **Die Konstruktion des gebrochenen Strahles bei bekanntem Brechungsverhältnis.** Beispiel: Es sei (Fig. 218) L die Luft, G ein dichteres Medium (Glas) mit sphärischer Trennungsfläche $x\,y$, deren Mittelpunkt in m liegt, — $p\,o$ sei der einfallende Strahl;

$m Z$ ist dann das Einfallslot und $\measuredangle i$ der Einfallswinkel. Das gegebene Brechungsverhältnis sei $\frac{3}{2}$. Konstruktion: Man beschreibe um o mit beliebig großem Radius einen Kreis; sodann ziehe man von a eine Senkrechte $a\,b$ auf das Einfallslot $m\,Z$; dann ist $a\,b$ der Sinus des Einfallswinkels i. Die Linie $a\,b$ teile man in 3 gleiche Teile und verlängere sie sodann um 2 dieser Teile, nämlich bis nach p. Nun ziehe man von p die Linie $p\,n \parallel m\,Z$. Dann ist die Verbindung von o nach n die Richtung des gebrochenen Strahles. Denn wenn man von n die Linie $n\,s$ senkrecht auf $m\,Z$ zieht, so ist $n\,s = b\,p$. Es ist ferner $n\,s = \sin \measuredangle r$. Nach der Konstruktion verhält sich dann $a\,b : s\,n$ (oder $: b\,p$) $= 3:2$, oder $\sin i : \sin r = \frac{3}{2}$.

Optische Kardinalpunkte eines einfachen sammelnden Systems.

Brechung des Lichtes in einem einfachen sammelnden Systeme. Optische Kardinalpunkte desselben. — Zwei brechende Medien (Fig. 219 L und G), welche durch eine sphärische Trennungsfläche $(a\,b)$ voneinander geschieden sind, bilden ein einfaches sammelndes System. Alle von dem Krümmungsmittelpunkte der sphärischen Fläche m zu $a\,b$ gezogenen Radien $(m\,x,\ m\,n)$ sind natürlich Einfallslote, alle in der Riehtung der Radien einfallenden Lichtstrahlen gehen ungebrochen durch m hindurch. Derartige Strahlen heißen Richtungsstrahlen; m, der Durchschnittspunkt derselben, wird auch Knotenpunkt

Fig. 217.

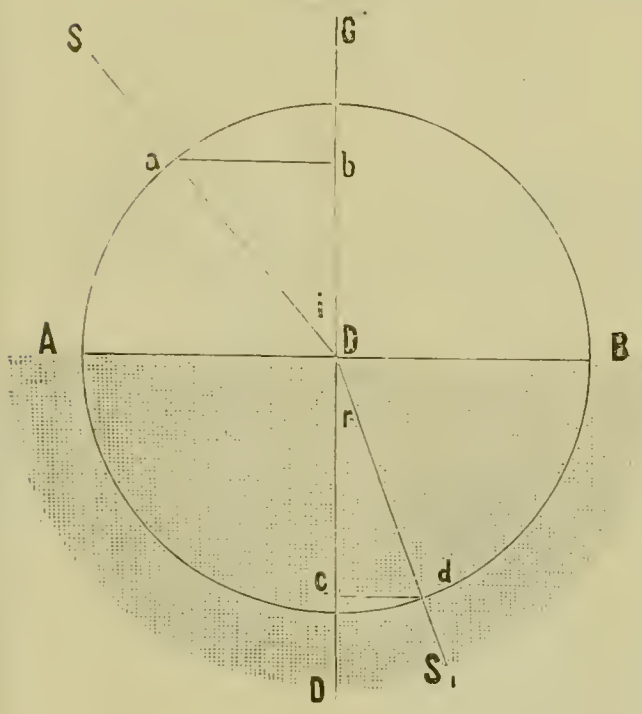
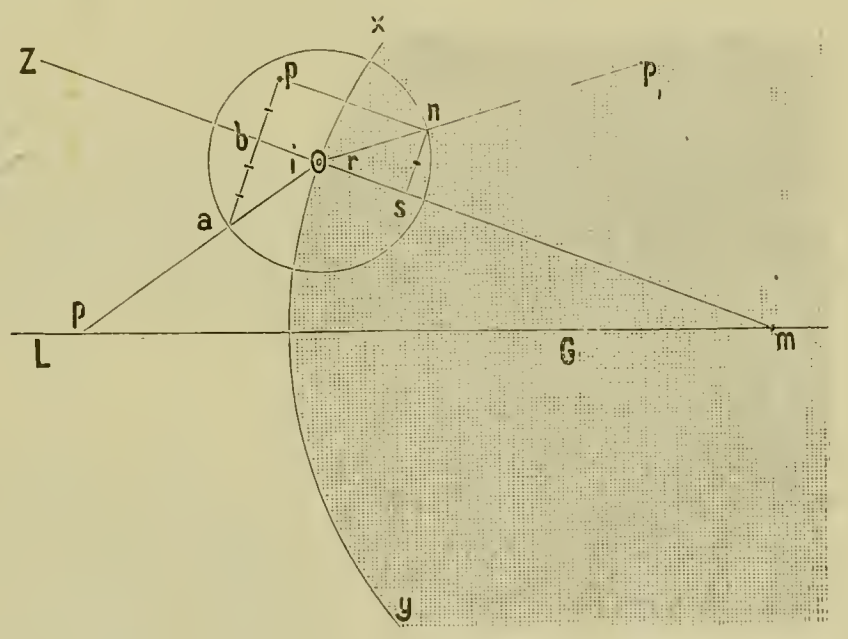


Fig. 218.



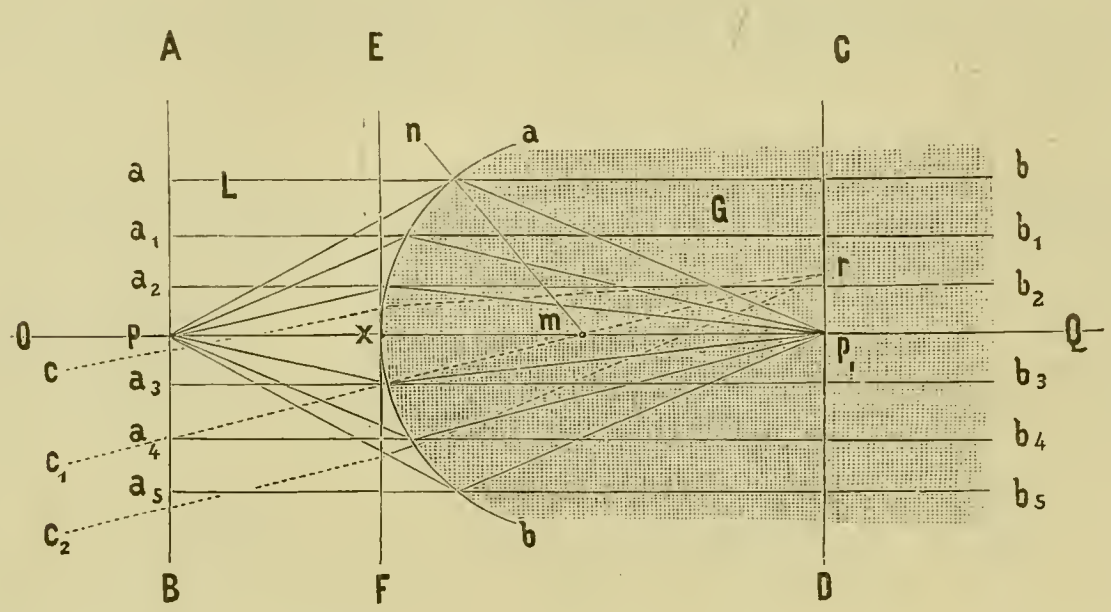
genannt. Die Linie, welche m mit dem Scheitelpunkt der sphärischen Fläche (x) verbindet und nach beiden Seiten verlängert ist, heißt die optische Achse $(O\,Q)$. Eine in x senkrecht auf $O\,Q$ errichtete Ebene $(E\,F)$ heißt Hauptebene und in ihr selbst ist x der Hauptpunkt.

Es gelten nun die folgenden Gesetze: 1. Alle Strahlen $(a$ bis $a_5)$, welche im ersten Medium parallel unter sich und mit der optischen Achse auf $a\,b$ fallen, werden im zweiten Medium so gebrochen, daß sie alle in einem Punkt (p_1) des zweiten Mediums sich wieder vereinigen. Dieser heißt zweiter Brennpunkt. Eine in diesem Punkte senkrecht zu $O\,Q$ erriehtete Ebene wird zweite Brennebene $(C\,D)$ genannt. — 2. Alle Strahlen $(c$ bis $c_2)$, welche im ersten Mittel parallel untereinander, aber nicht parallel mit der optischen Aehse sind, vereinigen sich wieder in einem Punkte der zweiten Brennebene (r), und zwar dort, wo der ungebrochene Richtungsstrahl $(c_1\,m\,r)$ diese trifft (es darf jedoch hierbei der Winkel, welchen die Strahlen c bis c_2 mit $O\,Q$ bilden, nur ein kleiner sein). Die Sätze 1 und 2 können natürlich auch umgekehrt werden; die aus p_1 divergent gegen $a\,b$ geriehteten Strahlen gehen im ersten Medium parallel miteinander und mit der Achse $O\,Q$ weiter $(a$ bis $a_5)$ — und: die aus r gehenden Strahlen verlaufen im ersten Medium parallel untereinander, aber nicht parallel mit der Achse $O\,Q$ (als c bis c_2) weiter. — Alle Strahlen, welche im zweiten Medium parallel untereinander $(b$ bis $b_5)$ und mit der Achse $O\,Q$ verlaufen, vereinigen sich wieder in einem Punkte des ersten Mediums (p), dem ersten Brennpunkt; — (auch dieser Satz gilt natürlich umgekehrt). Eine in diesem Punkte senkrecht auf $O\,Q$ errichtete Ebene heißt erste Brennebene $(A\,B)$. Der Radius $(m\,x)$ der brechenden Fläche ist gleich der Differenz der Abstände der beiden Brennpunkte $(p$ und $p_1)$ vom Hauptpunkte (x); also $m\,x = p_1\,x - p\,x$. Hiernach läßt sich leicht ausführen:

Konstruktion des gebrochenen Strahles.

1. die Konstruktion des gebrochenen Strahles. Es sei (Fig. 220) A das erste, — B das zweite Medium, — $c\,d$ die sphärische Trennungsfläche, $a\,b$ die optische Achse, k der Knotenpunkt, — p der erste und p_1 der zweite Brennpunkt, — $C\,D$ die zweite Brennebene. — Wenn nun $x\,y$ die Richtung des einfallenden Strahles

Fig. 219.



ist, wie ist dann die des gebrochenen im zweiten Medium? — Konstruktion: man ziehe den ungebrochenen Richtungsstrahl $P\,k\,Q$ parallel zu $x\,y$. Alsdann muß die Linie $y\,Q$ die gesuchte Richtung des gebrochenen Strahles sein (nach vorstehendem Satz 2).

2. die Konstruktion des Bildpunktes zu einem gegebenen Objektpunkte. — [Fig. 221 sind die Bezeichnungen A, — B, — $c\,d$, — $a\,b$, — k, — p und p_1, — $C\,D$

Fig. 220.

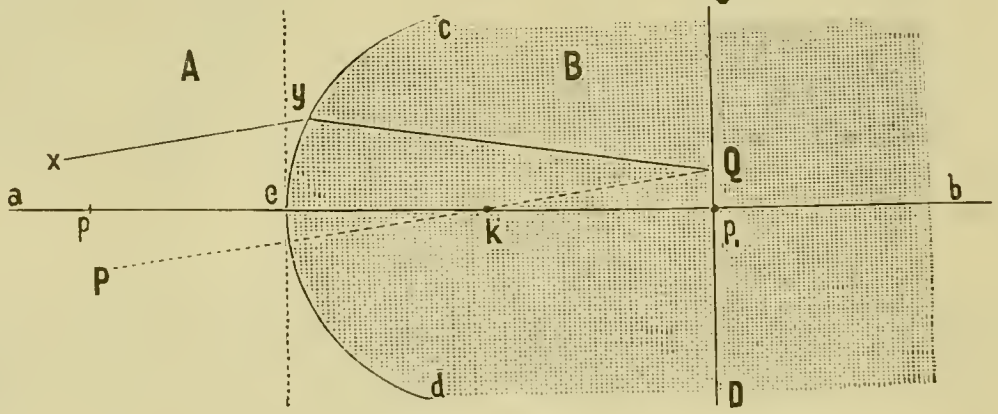
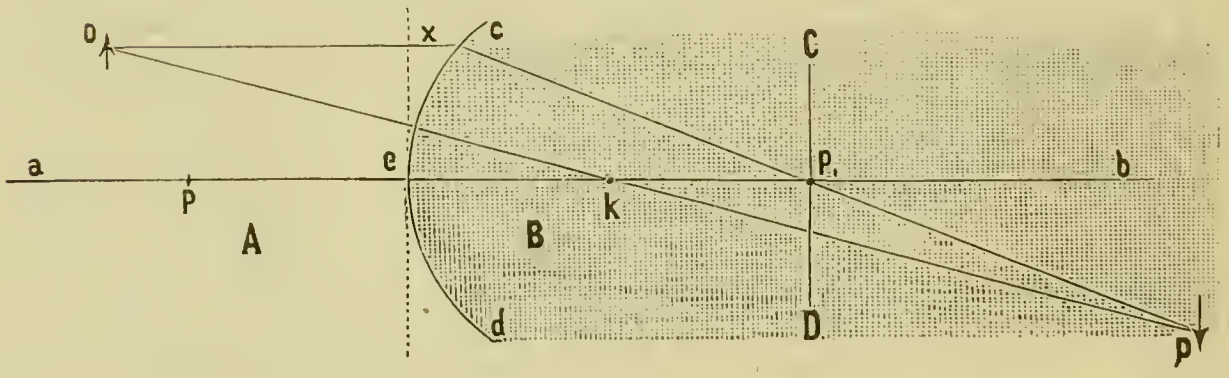


Fig. 221.



Konstruktion des Bildpunktes.

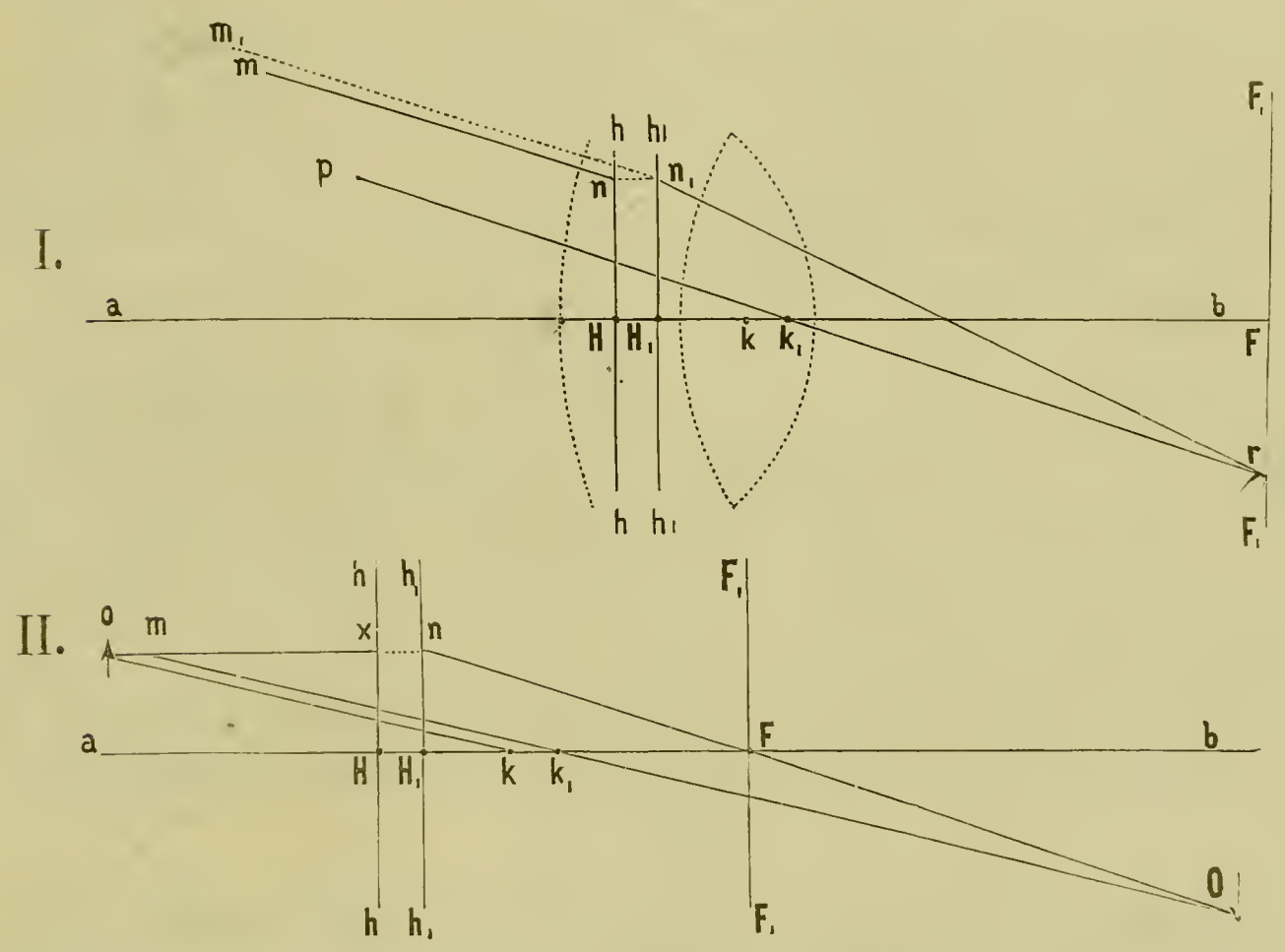
wie vorhin.] Wenn bei o ein Lichtpunkt gegeben ist, wo befindet sich im zweiten Medium der dazugehörige Bildpunkt? — Konstruktion: Man ziehe den ungebrochenen Richtungsstrahl $o\,k\,P$. Sodann ziehe man parallel zur Achse $a\,b$ den Strahl $o\,x$. Die parallelen Strahlen $a\,e$ und $o\,x$ vereinigen sich wieder in p_1 (nach Satz 1). Verlängert man nun weiter $x p_1$, bis er den Strahl $o\,P$ schneidet, so liegt bei P der Bildpunkt von o, denn es liegt im zweiten Medium dort das Bild, wo sich die von dem Lichtpunkte o ausgehenden Strahlen $o\,x$ und $o\,k$ wieder vereinigen, also in P.

Brechung des Lichtes in einem aus mehreren brechenden Medien zusammengesetzten Systeme. — Befinden sich hintereinander mehrere brechende Medien angeordnet, so müßte man von Medium zu Medium in der vorstehend beschriebenen Weise mit der Konstruktion vorgehen. Dieses wäre, zumal bei kleinen räumlichen Verhältnissen, ein mühsames Verfahren. *Gauss*[27] hat nun (1840) (durch Berechnungen, welche in elementarer Weise hier nicht klargelegt werden können) nachgewiesen, daß sich in allen solchen Fällen das Konstruktionsverfahren ganz außerordentlich vereinfachen läßt. Sind nämlich die hintereinander befindlichen Medien „centriert", d. h. haben alle dieselbe optische Achse, dann kann man die Brechungsverhältnisse eines solchen centrierten Systems darstellen durch zwei gleich stark brechende, in einem bestimmten Abstande sich befindende Ebenen: die beiden Hauptebenen, und zwar unter der Annahme, daß die auf die erste Hauptebene auffallenden Strahlen nicht von dieser gebrochen, sondern von dieser bis zur zweiten Ebene lediglich parallel mit sich selbst verschoben werden. Von der zweiten Ebene findet sodann erst die Brechung statt, und zwar in derselben Weise, wie vorstehend konstruiert ist. [Zur Ausführung jener Rechnung muß man kennen: die Brechungsindices der Medien, die Radien der brechenden Flächen, endlich den Abstand der brechenden Flächen voneinander.] — Die Konstruktion des gebrochenen Strahles — geschieht nun in folgender Weise: Es sei (Fig. 222. *I.*)

Wirkung mehrerer brechender Medien hintereinander.

Konstruktion des gebrochenen Strahles.

Fig. 222.



$a\,b$ die optische Achse, ferner H der durch Rechnung bestimmte erste Hauptpunkt, $h\,h$ erste Hauptebene, H_1 zweiter Hauptpunkt, $h_1\,h_1$ zweite Hauptebene, k erster Knotenpunkt, k_1 zweiter Knotenpunkt, F zweiter Brennpunkt und $F_1\,F_1$ zweite Brennebene. — Es sei nun $m\,n$ die Richtung des auffallenden Strahles; welches ist die Richtung des gebrochenen? — Konstruktion: Man verschiebe den Strahl $m\,n$ parallel mit sich selbst als $m_1\,n_1$ bis zur zweiten Hauptebene. Nun ziehe man den Richtungsstrahl $p\,k_1$ parallel mit $m_1\,n_1$. Nach Satz 2 müssen sich $p\,k_1$ und $m_1\,n_1$ in einem Punkte der Ebene $F_1\,F_1$ treffen. Da $p\,k_1$ ungebrochen durchgeht, so muß von n_1 der Strahl ebenfalls nach r gehen; — $n_1\,r$ ist also die Richtung des gebrochenen Strahles.

Konstruktion des Bildpunktes. — Es sei (Fig. 222. *II.*) o ein Lichtpunkt; es werde der Bildpunkt für denselben im letzten Medium gesucht. Man ziehe zuerst von o den Richtungsstrahl $o\,k$, und $o\,x$ parallel $a\,b$. Beide Strahlen verschiebe man parallel mit sich selbst bis zur zweiten Hauptebene: also ziehe man $m\,k_1$ parallel $o\,k$, und $o\,x$ verlängere man bis n. Der mit $a\,b$ parallele Strahl geht durch F; $m\,k_1$ geht als Richtungsstrahl ungebrochen durch. Dort, wo $n\,F$ und $m\,k_1$ in der Verlängerung sich schneiden, (also in O), liegt der Bildpunkt zu o.

Konstruktion des Bildpunktes.

Die dargelegten Konstruktionen sind nicht mehr zutreffend für jene Objekte, welche weit von der optischen Achse liegen. Für diesen Fall ist das Auge deshalb vorteilhafter (periskopisch) gebaut als eine Camera obscura, weil seine Projektionsfläche eine Hohlkugel

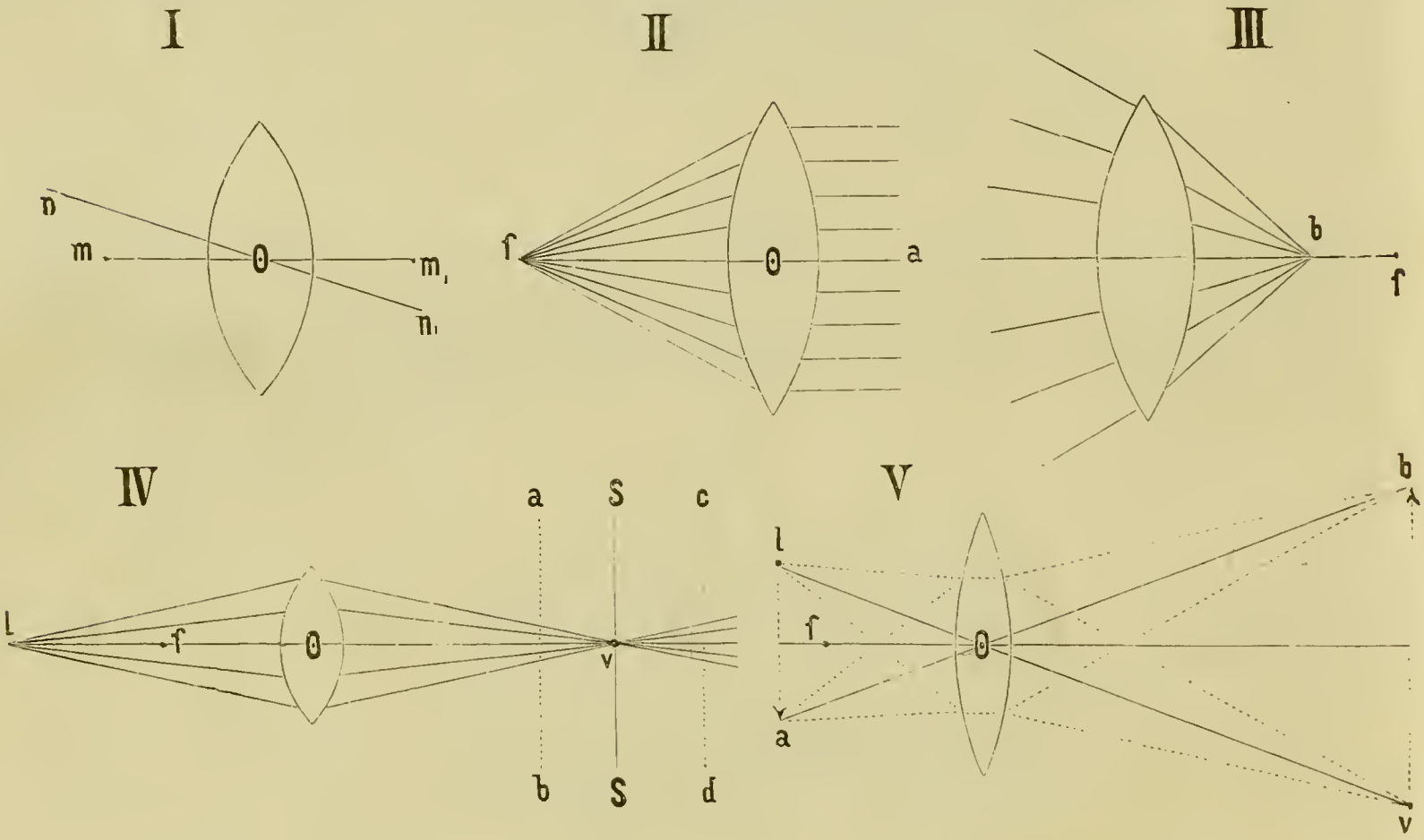
ist und somit auch auf den seitlichen Partien desselben noch scharfe Bilder entstehen, die auf einer ebenen Fläche nicht aufgefangen werden könnten.

Wirkung einer Sammellinse.

Brechung des Lichtes durch bikonvexe Linsen. — Eine bikonvexe Linse wird von zwei konvexen, sphärisch gekrümmten Flächen begrenzt (Fig. 223. *I.*), deren Krümmungsmittelpunkte m und m_1 seien. Die Verbindungslinie beider heißt Hauptachse: der Mittelpunkt dieser Linie ist der optische Mittelpunkt der Linse *(o)*. Alle Strahlen, welche durch den optischen Mittelpunkt der Linse gehen, gehen ungebrochen hindurch, sie werden Hauptstrahlen oder Nebenachsen *($n\,n_1$)* genannt. Es gelten dann die folgenden Gesetze:

1. Strahlen, welche parallel mit der Hauptachse *(II. f a)* auf die Linse fallen, werden von derselben so gebrochen, daß sie an der anderen Seite der Linse in einem Punkt zusammentreffen, welcher Fokus oder Brennpunkt *(f)* genannt wird. Der Abstand dieses vom optischen Mittelpunkte der Linse *(o)* wird Fokalabstand oder Brennweite *(f o)* der Linse genannt. — Der Satz gilt ebenso auch umgekehrt: Strahlen, welche aus dem

Fig. 223.



Fokus divergent auf die Linse treffen, gehen an der anderen Seite parallel mit der Hauptachse weiter.

2. Von einem Lichtpunkte *(IV. l)* in der verlängerten Hauptachse jenseits des Brennpunktes *(f)* ausgehende Strahlen werden an der anderen Seite der Linse zu einem Punkte *(v)* wieder vereinigt (Bildpunkt). Hier sind folgende Fälle möglich: — a) ist der Abstand des Lichtpunktes von der Linse gleich der doppelten Brennweite, so liegt der Bildpunkt an der anderen Seite der Linse ebenfalls in demselben Abstande (der doppelten Brennweite). — b) Rückt der Lichtpunkt näher an den Brennpunkt heran, so rückt der Bildpunkt um so ferner. — c) Rückt aber der Lichtpunkt noch weiter von der Linse ab, als die doppelte Brennweite beträgt, so rückt der Bildpunkt entsprechend näher an die Linse heran.

3. Strahlen, welche von einem Punkte der Hauptachse *(III. b)* innerhalb des Fokalabstandes ausgehen, gehen an der anderen Seite weniger divergent weiter, haben also ihren Vereinigungspunkt auf derselben Seite wie der Lichtpunkt: umgekehrt: Strahlen, welche konvergent auf eine Sammellinse treffen, haben ihren Vereinigungspunkt innerhalb der Brennweite.

4. Hat der Lichtpunkt *(V. a)* seine Lage in einer Nebenachse *(a b)*, so haben dieselben Gesetze ihre Gültigkeit, vorausgesetzt, daß der Winkel, den die Nebenachse mit der Hauptachse bildet, nur ein kleiner ist.

Entstehung des Bildes.

Entstehung von Bildern durch Konvexlinsen. — Entwirft man von den verschiedenen Punkten eines Objektes, welches sich vor einer Sammellinse befindet, die

dazu gehörigen Bildpunkte, so erhält man das Bild des Gegenstandes. So ist offenbar (in *V*) *b* der Bildpunkt des Objektpunktes *a*; — *v* der Bildpunkt von *l*; das Bild steht somit umgekehrt. — Sammellinsen entwerfen umgekehrte und reelle (d. h. auf einem Schirm auffangbare) Bilder nur von solchen Objekten, welche sich jenseits des Brennpunktes der Linse befinden.

Rücksichtlich der Größe und Entfernung des Bildes von der Linse ergeben sich die folgenden Fälle: — a) Befindet sich das Objekt um den doppelten Fokalabstand von der Linse entfernt, so ist das Bild desselben gleich groß und in gleicher Entfernung von der Linse wie das Objekt. — b) Nähert sich das Objekt mehr an den Brennpunkt, so rückt das Bild weiter in die Ferne und wird zugleich größer. — c) Entfernt sich jedoch das Objekt weiter von der Linse, als die doppelte Brennweite beträgt, so tritt das Bild näher an die Linse heran und wird zugleich kleiner.

Berechnung der Lage des Bildpunktes.

Man berechnet den Abstand des Bildpunktes von der Linse nach folgender Formel (worin l die Entfernung des Lichtpunktes, b die Entfernung des Bildpunktes und f die Brennweite der Linse bedeutet): $\frac{1}{l} + \frac{1}{b} = \frac{1}{f}$, oder $\frac{1}{b} = \frac{1}{f} - \frac{1}{l}$. [Liegt der Vereinigungspunkt der Strahlen (Bildpunkt) auf derselben Seite wie der Lichtpunkt (vgl. oben unter 3), so muß seine Entfernung negatives Vorzeichen erhalten, also $\frac{1}{f} = \frac{1}{l} - \frac{1}{b}$.]

Beispiele: Es sei $l = 24\ cm$, $f = 6\ cm$. Dann ist $\frac{1}{b} = \frac{1}{6} - \frac{1}{24} = \frac{1}{8}$; also $b = 8\ cm$, d. h. das Bild befindet sich 8 *cm* hinter der Linse. — Ferner: es sei $l = 10\ cm$, $f = 5\ cm$ (also $l = 2f$). Es ist dann $\frac{1}{b} = \frac{1}{5} - \frac{1}{10} = \frac{1}{10}$; also $b = 10$, d. h. das Bild befindet sich im Abstand der doppelten Brennweite von der Linse. — Endlich sei $l = \infty$. Dann ist $\frac{1}{b} = \frac{1}{f} - \frac{1}{\infty}$; also $b = f$, d. h. der Bildpunkt für parallele (aus unendlicher Ferne kommende) Strahlen liegt im Brennpunkt der Linse.

Maß der Brechkraft.

Maß der Brechkraft. Die Brechkraft wird gemessen durch den reziproken Wert der in Metern gemessenen Brennweite. Als Einheit gilt die **Dioptrie** D, d. h. die Brechkraft eines Systems mit einer Brennweite von 1 *m*. Es hat also eine Linse von 1 D eine Brennweite von 1 *m*, von 2 D eine Brennweite von $^1/_2$ *m*, von 3 D eine Brennweite von $^1/_3$ *m*, von 4 D eine Brennweite von $^1/_4$ *m* usw., andrerseits von 0,75 D eine Brennweite von 1,33 *m*, von 0,5 D eine Brennweite von 2 *m*, von 0,25 D eine Brennweite von 4 *m*.

300. Anwendung der dioptrischen Gesetze auf das Auge.[28]

Das Ophthalmometer. Konstruktion des Netzhautbildes. Aufrechtsehen.

Das Auge stellt ein centriertes System brechender Medien mit sphärischen Trennungsflächen dar. Um den Verlauf der Lichtstrahlen durch das Auge festzustellen, ist daher die Berechnung der optischen Kardinalpunkte nach § 299 notwendig. Zur Ausführung dieser Berechnung ist die Kenntnis der Brechungsindices der Augenmedien, der Radien der brechenden Flächen und der Abstände der letzteren voneinander erforderlich.

Brechungsindices der Augenmedien.

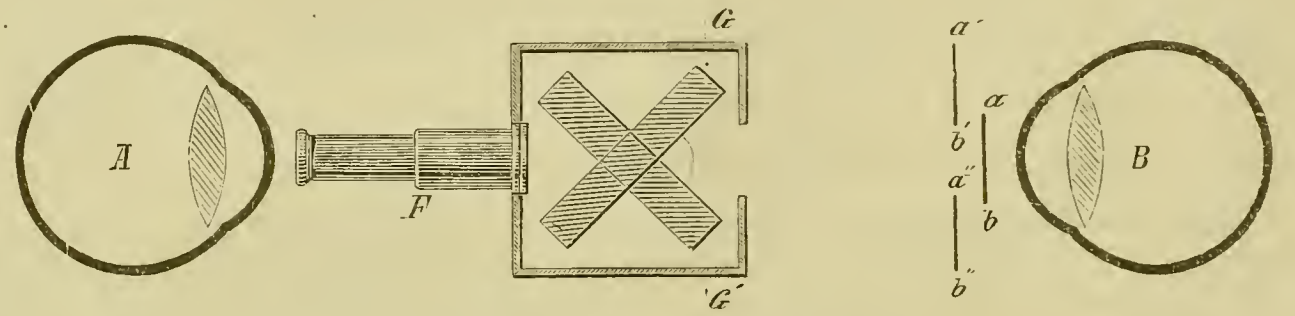
Die Brechungsindices der Augenmedien: Hornhaut 1,3771 (*Matthiessen*[29]), Kammerwasser 1,3374 (*Hirschberg*[30]), Linsenkapsel 1,3599, äußerste Linsenschicht 1,3880, mittlere Linsenschicht 1,4060, Linsenkern 1,4107. (*Matthiessen*[29]), Glaskörper 1,3360 (*Hirschberg*[30]). — Für die Berechnung setzt man, da dadurch ein erheblicher Fehler nicht bedingt wird, den Brechungsindex der Hornhaut gleich dem des Kammerwassers; dadurch fällt zugleich für die Berechnung die hintere Hornhautfläche fort. Außerdem nimmt man an Stelle der in ihren verschiedenen Schichten verschieden stark brechenden Linse eine homogene Linse von gleicher Form und gleicher Gesamtbrechkraft an; der Brechungsindex derselben ist 1,4371 (*Matthiessen*[29]).

Bestimmung der Radien der brechenden Flächen des Auges mit Hilfe des Ophthalmometers.

Die Radien der brechenden Flächen. — Methodisches. Da man an toten Augen wegen des schnellen Collapses die normalen Wölbungen nicht genau messen kann (*Petit*, 1723), so berechnet man die Radien der brechenden Flächen aus der Größe der

von ihnen gelieferten Spiegelbildchen, die sich am lebenden Auge gewinnen lassen. Es verhält sich nämlich die Größe eines leuchtenden Körpers zur Größe des Spiegelbildchens desselben wie der Abstand beider zum halben Radius des Convexspiegels. Die Größe des Spiegelbildchens mißt man durch das Ophthalmometer von *v. Helmholtz*[4] (1855). Das Werkzeug beruht auf folgendem Prinzip: Betrachtet man einen Gegenstand durch eine schräg gestellte planplane Glasplatte, so erscheint derselbe seitlich verschoben; diese Verschiebung wird um so größer, je schräger die Lage der Platte ist. Betrachtet also (Fig. 224) der Beobachter *A* durch das Fernrohr *F*, vor dessen Objektiv (in seiner oberen Hälfte) die schräge Platte G^1 angebracht ist, das Hornhautspiegelbildchen *a b* des Auges *B*, so erscheint dasselbe seitlich verschoben, nämlich in $a^1 b^1$. Befindet sich vor der unteren Hälfte des Fernrohrokulares eine zweite Platte *G*, welche die entgegengesetzte schräge Stellung inne hat (so daß sich beide Platten, der horizontalen Mittellinie des Objektives entsprechend, unter einem Winkel schneiden), so erscheint durch diese dem Beobachter das Spiegelbildchen *a b* nach *a'' b''* seitlich verschoben. Die beiden Glasplatten sind in ihrem Kreuzungspunkte zu einander drehbar, sie werden von dem Beobachter so eingestellt, daß die beiden Spiegelbildchen sich mit ihren inneren Rändern genau berühren (daß also b^1 dicht an *a''* stößt). Aus der Größe der Winkelstellung beider Platten kann man die Größe des Spiegelbildchens berechnen (wobei noch die Dicke der Glasplatten und der Brechungsindex der Glassorten in Betracht kommt). So kann man die Größe des Spiegelbildchens der Hornhaut und auch der Linse im ruhenden und für die Nähe akkommodierten Zustande bestimmen und daraus die Größe des Radius der gewölbten Fläche berechnen.

Fig. 224.



Ophthalmometer nach *v. Helmholtz*.

Radien,

Abstände der brechenden Flächen.

Radius der vorderen Hornhautfläche 7,8 *mm*. — der vorderen Linsenfläche 10 *mm*, — der hinteren Linsenfläche 6 *mm*.

Die Abstände der brechenden Flächen. — Vom Hornhautscheitel bis zur Pupillenebene (= vordere Linsenfläche) 3,6 *mm*, — Dicke der Linse 3,6 *mm*.

Optische Kardinalpunkte des Auges.

Die auf Grund dieser Werte ausgeführte Rechnung ergibt nun für die Lage der optischen Kardinalpunkte des Auges das Folgende. Es liegt — 1. der erste Hauptpunkt 1,75 *mm* hinter der Hornhaut, — 2. der zweite Hauptpunkt 2,09 *mm* hinter der Hornhaut. Die Knotenpunkte liegen 5,2 *mm* hinter den Hauptpunkten, also liegt — 3. der erste Knotenpunkt 6,95 *mm* hinter der Hornhaut, — 4. der zweite Knotenpunkt 7,29 *mm* hinter der Hornhaut. — 5. Der erste Brennpunkt liegt 13,75 *mm* vor der Hornhaut, — 6. der zweite Brennpunkt 22,79 *mm* hinter der Hornhaut (nach *Schenck*[28]). Beim normalen, ruhenden Auge fällt der zweite Brennpunkt in die Netzhaut; parallele Strahlen (d. h. Strahlen, welche aus weiter Ferne kommen) werden also von dem normalen, ruhenden Auge in einem Punkte der Netzhaut vereinigt.

Listings reduziertes Auge.

In Anbetracht der sehr geringen Größe des Abstandes der beiden Hauptpunkte, beziehungsweise der beiden Knotenpunkte voneinander (von nur 0,34 *mm*) darf man, ohne einen nennenswerten Fehler in der Konstruktion zu begehen, in der Mitte zwischen den beiden Hauptpunkten und ebenso zwischen den beiden Knotenpunkten nur einen mittleren Hauptbeziehungsweise Knotenpunkt annehmen. Geschieht das, so ist durch dieses vereinfachte Verfahren nur eine brechende Fläche für alle Medien des Auges gewonnen und nur ein Knotenpunkt, durch welchen also alle,

von außen herkommenden Richtungsstrahlen ungebroehen hindurehgehen müssen.

Reduziertes Auge.

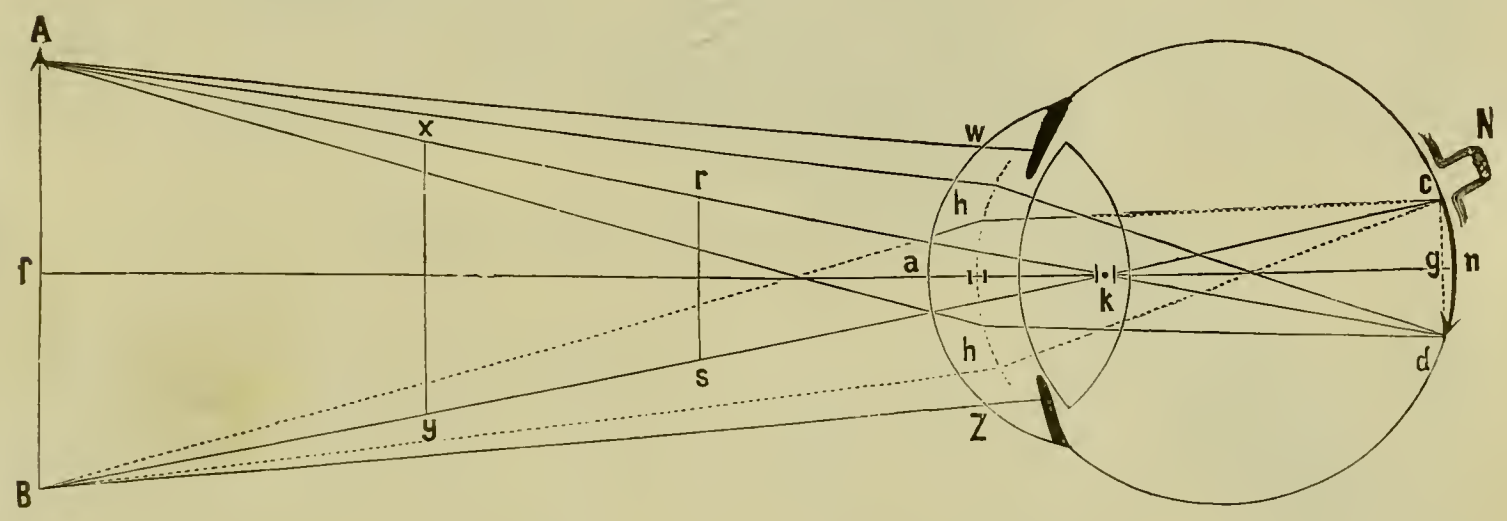
Das so sehematiseh vereinfaehte Auge wird aueh „das reduzierte Auge“ (*Listing*[31] 1845) genannt.

Nunmehr ist die Konstruktion des Bildes auf dem Augenhintergrunde einfaeh. Das Bild liegt beim deutliehen Sehen stets auf der Netzhaut (vgl. § 301).

Konstruktion des Retinabildes.

Es sei (Fig. 225) AB ein vor dem Auge senkrecht stehender Gegenstand. Von A fällt ein Strahlenbündel in das Auge; der Richtungsstrahl Ad geht ungebroehen dureh den Knotenpunkt k. Da ferner der Bildpunkt für den Liehtpunkt A auf der Netzhaut liegt, so müssen sieh alle von A ausgehenden Strahlen in d wieder vereinigen. Dasselbe gilt von den von B ausgehenden Strahlen, natürlieh aueh von den Strahlen, welehe von einem belieben Punkte des Körpers AB ausgesendet werden. Es entsteht also von den Gegenständen der Außenwelt ein umgekehrtes Bild auf der Netzhaut. Da, der Konstruktion entspreehend, alle Riehtungsstrahlen durch den vereinigten Knotenpunkt k hindurehgehen, so wird dieser aueh der „Kreuzungspunkt der Sehstrahlen“ genannt.

Fig. 225.



Am ausgeschnittenen Albino-Auge oder an einem beliebigen anderen, bei dem man ein Stück Sclera und Chorioidea weggenommen und die Lücke mit einem Gläschen bedeckt hat sieh man leicht das umgekehrte Netzhautbild. Sogar am lebenden pigmentarmen Menschen kann man bei stark seitlich gewendetem Auge von einer vorgehaltenen Flamme durch die Sclera das umgekehrte Bildchen sehen.

Berechnung der Größe des Netzhautbildes.

Der vorstehend ausgeführten Konstruktion des Netzhautbildchens entsprechend, kann auch leicht die Größe desselben bestimmt werden, wenn die Größe des Gegenstandes und die Entfernung desselben von der Hornhaut bekannt sind. Da nämlich die beiden Dreiecke ABk und cdk einander ähnlich sind, so verhält sich offenbar $AB : cd = fk : kg$. Es ist also $cd = (AB \,.\, kg) : fk$. Alle diese Werte sind bekannt, nämlich $kg = 15{,}67\ mm$; ferner ist $fk = ak + af$, wovon af direkt gemessen wird und $ak = 7{,}12\ mm$ beträgt.

Sehwinkel.

Der Winkel AkB wird „Sehwinkel“ genannt; natürlieh ist demselben der Winkel ckd gleich. — Es ist sofort einleuchtend, daß die dem Auge näher stehenden Gegenstände xy und rs von geringerer Größe als AB den gleich großen Sehwinkel und ein gleich großes Netzhautbildchen haben müssen. Gegenstände, deren Endpunkte verbunden mit dem Knotenpunkte einen gleich großen Sehwinkel bilden, und deren Netzhautbildchen demgemäß gleich groß sind, haben eine gleiche „seheinbare Größe“. Die wirkliche Größe eines Gegenstandes kann daher nur auf Grund der Schätzung der Entfernung beurteilt werden (§ 317).

Scheinbare Größe.

Aufrechtsehen.

Da das Netzhautbildehen umgekehrt ist, so bleibt noch das Aufrechtsehen zu erklären. Durch einen psyehisehen Akt (der an sieh

unerklärbar ist) werden die Erregungen eines jeden Punktes der Netzhaut stets in der Richtung durch den Knotenpunkt wieder nach außen verlegt: also die Erregung der Stelle *d* (Fig. 225) durch *k* hindurch nach *A*, die von *c* ebenso durch *k* hindurch nach *B*. Die Verlegung nach außen geschieht dabei so, daß alle Punkte in einer vor dem Auge schwebenden Fläche zu liegen scheinen, welche das „Gesichtsfeld" genannt wird. Das Gesichtsfeld ist so die nach außen und umgekehrt projizierte Fläche der erregten Netzhaut; daher erscheint das Gesichtsfeld wieder aufrecht, da das umgekehrt stehende Netzhautbild umgekehrt nach außen projiziert wird (*Kepler* 1611, *Volkmann* 1836).

Gesichtsfeld.

Daß die Erregung einer jeden Stelle der Netzhaut so durch den Knotenpunkt in umgekehrter Richtung projiziert wird, beweist das einfache Experiment, daß ein Druck außen am Bulbus nach innen in das Gesichtsfeld versetzt wird (auch bei Blindgeborenen, *Schlodtmann*[32]). Auch die entoptischen Erscheinungen der Netzhaut werden so nach außen und umgekehrt projiziert, so daß z. B. die Eintrittsstelle des Sehnerven nach außen vom gelben Fleck liegt (siehe § 306) u. dgl. — Alle Empfindung der Netzhaut wird so nach außen hin verlegt: „Wir sehen die Sonne, die Sterne an den Himmel, nicht an dem Himmel" *(v. Helmholtz)*.

Wirft man Licht durch die Sclera hindurch (diascleral) in das Auge, und zwar durch die nasale Hälfte der Sclera, so wird die Lichtempfindung, wie zu erwarten, in die temporale Hälfte des Gesichtsfeldes verlegt; durchleuchtet man dagegen die temporale Hälfte der Sclera, so wird auffallender Weise die Lichtempfindung ebenfalls in die temporale Hälfte des Gesichtsfeldes verlegt, einzelne Personen haben dabei eine doppelte Lichtempfindung in der nasalen und temporalen Gesichtsfeldhälfte (*Veraguth*[33], *Grützner*[34]). Das Zustandekommen der Erscheinung ist noch nicht genügend geklärt (*Stigler*[35], *Pschedmieisky*[36]).

301. Akkommodation des Auges.[37]

Physikalische Vorbemerkungen.

Von einem Lichtpunkte, z. B. von einer Flamme, entsteht (nach Satz 2, pag. 750) durch eine Sammellinse stets in einem ganz bestimmten Abstande der dazu gehörige Bildpunkt. Wird in diesem Abstande eine Projektionsfläche (Schirm) angebracht, so wird das reelle und umgekehrte Bild hier aufgefangen. Stellt man jedoch den Schirm näher an die Linse heran (Fig. 223, IV. *a b*), oder entfernter *(c d)* von derselben auf, so entsteht kein deutliches Bild, es entstehen vielmehr Zerstreuungskreise, und zwar im ersten Falle deshalb, weil die Strahlen sich noch nicht vereinigt haben, im zweiten Falle, weil die Strahlen nach ihrer Vereinigung bereits gekreuzt wieder auseinander gegangen sind. Wird der Lichtpunkt an eine Linse bald näher herangebracht, bald weiter von ihr entfernt, so muß natürlich zur Erhaltung eines scharfen Bildes der Schirm, dem Abstande des Lichtpunktes entsprechend, bald ferner, bald näher aufgestellt werden. Wäre der Schirm ein- für allemal feststehend, während der Lichtpunkt seinen Abstand von der Linse wechselt, so könnte nur dann auf dem Schirme stets ein scharfes Bild entstehen, wenn die Linse bei größerer Annäherung des Lichtpunktes entsprechend stärker gewölbt, also stärker brechend würde, bei größerem Abstande des Lichtpunktes weniger gewölbt, also weniger stark brechend würde.

Da nun das Auge die Projektionsfläche (Retina) in einem unveränderlichen Abstand fixiert enthält, da ferner das Auge die Fähigkeit besitzt, sowohl von fernen als auch von nahen Objekten scharfe Bilder auf der Netzhaut zu entwerfen, so muß das Brechungsvermögen des Auges den Abständen der Objekte entsprechend verändert werden können.

Wesen der Akkommodation.

Unter Akkommodation — versteht man die Fähigkeit des Auges, sowohl von fernen, als auch von nahen Gegenständen scharfe Bilder auf der Netzhaut zu entwerfen. Diese Fähigkeit des Auges beruht darauf, daß die Linse, den Abständen der Objekte entsprechend, bald weniger gewölbt (flacher), bald stärker gewölbt (dicker) gemacht werden kann. Fehlt die Linse im Auge, so ist die Akkommodation unmöglich.

Während der Ruhe ist das Auge für die größte Ferne akkommodiert, d. h. es entstehen auf der Netzhaut scharfe Bilder von Gegenständen, die sich in unendlicher Ferne befinden (z. B. vom Monde). Es werden also

die (so gut wie) parallelen Strahlen, welche in das Auge eindringen, auf der Netzhaut des ruhenden, normalsichtigen Auges wieder vereinigt; es liegt also der zweite Brennpunkt in der Retina (vgl. pag. 752). Beim Sehen in die Ferne ist daher das Auge ohne Tätigkeit irgend eines, diese Einstellung bewirkenden Muskels.

Das Sehen in die Ferne geschieht ohne Muskelaktion.

Daß in der Tat für das Sehen in die Ferne keine Muskeltätigkeit wirksam ist, ergibt sich aus folgenden Tatsachen: — 1. Der Normalsichtige sieht ohne jedes Gefühl der Anstrengung die Gegenstände in der Ferne deutlich und scharf. Öffnet er nach längerer Ruhe die Lider, so erscheinen sofort die entfernten Objekte in seinem Gesichtsfelde in scharfen Umrissen. — 2. Ist das Auge infolge von Lähmung des Akkommodationsapparates (N. oculomotorius § 261) unvermögend, sich für Objekte verschiedener Entfernungen einzustellen, so werden gleichwohl von entfernten Gegenständen noch stets scharfe Bilder entworfen. Es gehen also Lähmungen des Akkommodationsapparates stets mit Unvermögen des Nahesehens einher, nie des Fernsehens. Vorübergehende Lähmungen mit demselben Erfolge treten ein durch Einträufeln von (oder innerliche Vergiftung mit) Atropin oder gleich wirkenden Mitteln (pag. 766).

Fig. 226.

Vorderer Quadrant von einem Horizontalschnitt des Bulbus.

Cornea und Linse in sagittaler Halbierungslinie getroffen. — *a* Substantia propria corneae, *b Bowman*sche Membran, *c* vorderes Corneaepithel, *d Descemet*sche Membran, *e* deren Endothel, *f* Conjunctiva, *g* Sclera, *h* Iris, *i* Sphincter iridis, *j* Ligamentum iridis pectinatum mit dem sich anschließenden Lückengewebe, *k* Canalis Schlemmii, *l* longitudinale, *m* circuläre Fasern des Ciliarmuskels, *n* Ciliarfortsatz, *o* Pars ciliaris retinae, *q Petit*scher Kanal, vor demselben *(Z)* Zonula ciliaris, hinter demselben *(p)* das hintere Blatt der Hyaloidea, *r* vordere, *s* hintere Linsenkapsel, *t* Chorioidea, *u* Perichorioidealraum, *T* Pigmentepithel der Iris, *x* Linsenrand (Äquator).

Soll das Auge für das Sehen naheliegender Objekte eingestellt werden, so wird die Linse dicker, ihre Vorderfläche wird stärker gewölbt und ragt weiter in die vordere Augenkammer hinein (*Cramer* 1851, *v. Helmholtz* 1853). Der Mechanismus dieses Bewegungsvorganges ist folgender: In der Ruhe wird die Linse durch den Zug der gespannten Zonula ciliaris (Zinnii) (Fig. 226. *Z*), die sich an ihrem Rande ringsum ansetzt, gegen

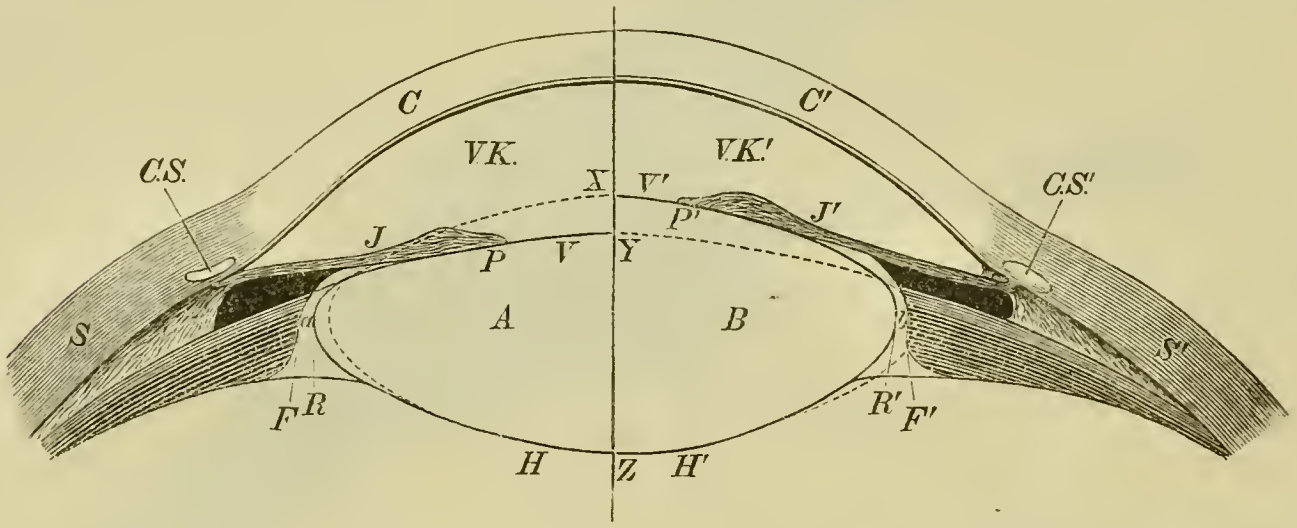
Entspannung der Zonula ciliaris.

den, hinter ihr liegenden Glaskörper abgeflaeht erhalten. Bei der Einstellung des Auges auf nahe gelegene Objekte contrahiert sich der M. ciliaris (Akkommodationsmuskel) (*l m*) und zieht den Rand der Chorioidea mehr nach vorn, so daß die Zonula ciliaris, die demselben innig anliegt, entspannt wird. Infolge davon geht die Linse in eine mehr gewölbte Form über, da sie infolge ihres inneren Gefüges eine elastische Spannung besitzt, welche sie sofort konvexer macht, sobald der, sie in der Abflachung erhaltende Zug der Zonula ciliaris nachläßt. Da die Linse mit ihrer hinteren Fläche auf der unnachgiebigen, tellerförmigen Grube des Glaskörpers ruht, so wird bei der Akkommodation sich die vordere Linsenfläche mehr nach vorn wölben müssen.

Akkommodationsnerv.

Der motorische Nerv des Akkommodationsmuskels ist der N. oculomotorius. Über den Ursprung der Akkommodationsfasern aus den

Fig. 227.



Schema der Akkommodation für die Nähe und Ferne.

Rechts ist der Zustand bei Akkommodationsspannung, links bei Akkommodationsruhe dargestellt. Der Linsenkontur ist sowohl rechts als links nur zur Hälfte durch eine ausgezogene Linie gezeichnet, welche sich, durch eine punktierte angedeutet, in die andere Hälfte fortsetzt. Die Buchstaben, welche zweimal, rechts und links, vorkommen, haben beiderseits die gleiche Bedeutung, nur ist ihnen auf der rechten Seite ein Strich beigefügt. *A* linke, *B* rechte Linsenhälfte, *C* Cornea. *S* Sclera, *C. S. Schlemm*scher Kanal, *V. K.* Vorderkammer, *J* Iris, *P* Pupillarrand. *V* Vorderfläche, *H* Hinterfläche der Linse, *R* Linsenrand. *F* Rand der Ciliarfortsätze. *a* und *b* Zwischenraum zwischen diesen beiden. Die Linie *ZX* bezeichnet die Linsendicke bei der Akkommodation, *ZY* die Linsendicke bei der Ruhe des Auges.

Oculomotoriuskernen vgl. § 261. *Hensen* u. *Völckers*[38] beobachteten bei Reizung des hinteren Teils des 3. Ventrikels Akkommodation; wurde weniger weit rückwärts gereizt, so zeigte sich Contraction der Pupille. — Im Ganglion ciliare sind in die Bahn des Oculomotorius zu den inneren Muskeln des Auges Ganglienzellen eingeschaltet, vgl. pag. 613.

Durch die Akkommodation wird natürlich die Lage der optischen Kardinalpunkte des Auges verändert. Bei stärkster Akkommodation tritt eine Verlagerung der Hauptpunkte nach hinten ein von etwas über 0,1 *mm*, eine Verlagerung der Knotenpunkte nach vorn von etwas weniger als 0,5 *mm*; der erste Brennpunkt liegt 14 *mm* vor, der zweite 18,5 *mm* hinter dem Hauptpunkt (nach *Schenck*[28]).

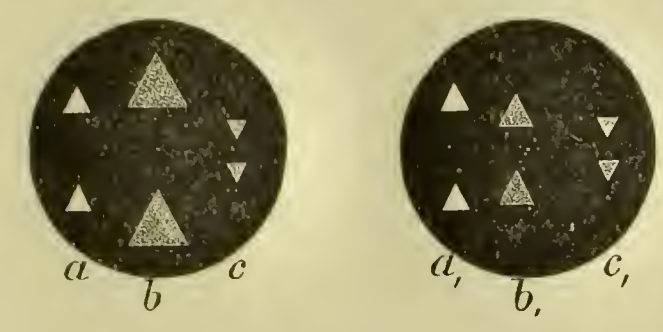
Erscheinungen bei der Akkommodation.

Die Spiegelbilder von Purkinje und Sanson.

Der Bewegungsvorgang bei der Akkommodation kann durch folgende Erscheinungen nachgewiesen werden. — 1. Die *Purkinje-Sanson*schen Spiegelbildchen. Läßt man auf das Auge eines Menschen ein wenig von der Seite her das Licht einer Kerzenflamme fallen, oder besser noch Licht durch zwei übereinanderstehende, kleine, dreieckige Ausschnitte in einer Papptafel, so sieht der Beobachter in dem Auge drei Paar Spiegelbildchen. Das deutlichste und hellste ist das von der vorderen Hornhautfläche gelieferte Bildchenpaar (Fig. 228 *a*). Das zweite Paar der Spiegelbildchen ist das größte, aber zugleich lichtschwächste; es wird von der vorderen Linsenfläche reflektiert *(b)*. [Die Spiegelbilder von Konvexspiegeln sind

um so größer, je größer der Radius der Wölbung ist.] Das dritte Paar der Spiegelbildchen ist das kleinste und mittelhell, es steht umgekehrt, es wird von der hinteren Linsenfläche geliefert *(c)*. Während man diese Spiegelbildchenpaare bei ruhiger Haltung der Versuchsperson beobachtet, wird letztere aufgefordert, plötzlich für einen ganz nahen Gegenstand zu akkommodieren. Sofort erkennt man nun Veränderungen an den Bildchen. Das mittlere Bildchenpaar (von der vorderen Linsenfläche) verkleinert sich, wird heller und tritt gegenseitig näher zusammen *(b_1)*, weil die vordere Linsenfläche sich mehr wölbt. Zugleich treten auch diese Bildchen näher an die Hornhautbildchen heran, weil die vordere Linsenfläche sich der Hornhaut nähert. Die beiden anderen Paare der Spiegelbildchen *(a_1* und *c_1)* verändern weder ihre Größe noch ihren Ort. Mit Hilfe des Ophthalmometers (Fig. 224) kann man feststellen, um wieviel sich der Radius der vorderen Linsenfläche bei der Akkommodation für die Nähe verkleinert. Bei stärkster Akkommodation fand *v. Helmholtz*[4] den Radius der vorderen Linsenfläche zu 6 *mm*, den der hinteren zu 5,5 *mm*, die vordere und hintere Linsenfläche sind dabei also fast gleich stark gewölbt.

Fig. 228.



Die *Purkinje-Sansons*chen Spiegelbildchen *a b c* im ruhenden Auge. — $a_1 b_1 c_1$ im nahesehenden Auge.

Seitliche Betrachtung der Pupille.

2. Betrachtet man das ruhende Auge von der Seite, so erkennt man von der Pupille nur einen schmalen, schwarzen Streif. Dieser verbreitert sich, sobald die Versuchsperson für die Nähe akkommodiert, weil nun das ganze Sehloch mehr nach vorn rückt.

Ortsveränderung der Brennlinie.

3. Läßt man seitlich durch die Hornhaut Licht in die vordere Augenkammer fallen, so fällt die von der Hohlfläche der Hornhaut gebildete „Brennlinie“ auf die Iris. Wird bei einem fernsehenden Auge zunächst der Versuch so angestellt, daß die Brennlinie nahe dem Pupillarrande der Iris liegt, so rückt dieselbe sofort nach dem Scleralrande der Iris zu, sobald für die Nähe akkommodiert wird, weil nämlich die Iris sich schräger stellt, indem ihr innerer Rand nach vorn geht.

Linsenschlottern.

4. Bei starker Akkommodationsanstrengung sinkt die Linse (wegen der Entspannung der Zonula) in allen verschiedenen Kopfstellungen ihrer Schwere folgend nach unten (*C. Hess*[39], *Heine*[40]): „Linsenschlottern“. Durch Einträufelung von Physostigmin kann man den Akkommodationsmuskel zu starker Contraktion bringen und dadurch die Erscheinung besonders deutlich machen.

5. *Hess*[41] beobachtete den Vorgang der Akkommodation direkt am frisch enukleierten Menschenauge bei elektrischer Reizung.

Akkommodationszeit.

Die Akkommodation von der Nähe in die Ferne (einfaches Erschlaffen des M. ciliaris) geschieht viel schneller, als umgekehrt von der Ferne für die Nähe (*Vierordt*[42], *Aeby*[43]). Die Akkommodationszeit wird länger, je näher das Objekt dem Auge gerückt wird (*Vierordt*[42], *Völckers* u. *Hensen*[38]).

Akkommodationslinie.

Bei einer gewissen Akkommodationsstellung des Auges sieht man nicht bloß einen Punkt allein scharf, sondern eine ganze Reihe von Punkten hintereinander. Die Linie, in welcher diese Punkte liegen, heißt Akkommodationslinie. Je mehr für die Ferne das Auge eingestellt wird, um so länger wird diese Linie (jenseits 60 bis 70 Meter Abstand vom Auge erscheinen alle Gegenstände, bis zu den entferntesten, gleich scharf), je mehr für die Nähe akkommodiert wird, um so kürzer wird sie, d. h. es wird bei stärkster Akkommodation für die Nähe bereits ein nur in geringer Distanz hinter dem fixierten Punkte liegender, zweiter Punkt undeutlich gesehen.

Mitbewegungen bei der Akkommodation: Verengerung der Pupille.

Bei der Akkommodation entstehen als Mitbewegungen: 1. Verengerung der Pupille (*Descartes* 1637). Die Contraction tritt jedoch etwas später ein als die Akkommodation (*Donders*[44]). Ein Blick auf Fig. 226 zeigt, daß der Sphincter pupillae durch seine Contraction direkt den Akkommodationsmuskel unterstützen kann; rückt nämlich der innere Irisrand nach innen (gegen *r* zu), so wird sich dieser Zug auch auf den Ciliarrand der Chorioidea fortsetzen, der ebenso etwas nach innen folgen muß, in demselben Sinne wie durch die Contraction des M. ciliaris. Diese unterstützende Wirkung der Pupillenverengerung ist jedoch für die Akkommodation von keiner wesentlichen Bedeutung, auch beim Fehlen oder Geschlitztsein der Iris ist die Akkommodation möglich.

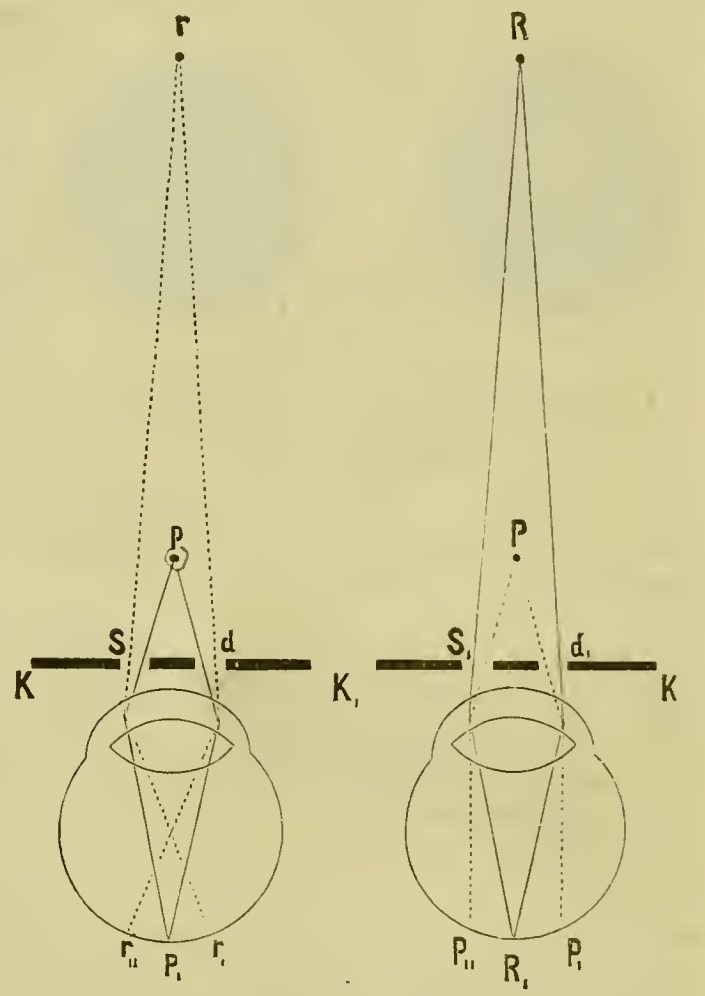
Konvergenzbewegungen beider Augen.

2. Konvergenzbewegungen beider Augen, wodurch die Sehachsen auf den nahen Gegenstand gerichtet werden.

Der Scheinersche Versuch.

Die Verschiedenheit der Brechungsverhältnisse im Auge bei Akkommodation für die Nähe oder für die Ferne veranschaulicht besonders klar der Versuch des Paters *Scheiner* (1619). — Betrachtet man durch ein Kartenblatt (Fig. 229 KK_1), welches zwei kleine Stichöffnungen *(S d)* enthält, die einander näher stehen, als der Durchmesser der Pupille beträgt, zwei hintereinander eingesteckte Nadeln *(p* und *r)*, so erscheint, wenn man die vordere Nadel *(p)* fixiert, die hintere *(r)* doppelt und umgekehrt. Wird die Nadel *(p)* fixiert und für dieselbe das Auge akkommodiert, so fallen natürlich die von ihr ausgehenden Strahlen in dem Bildpunkte *(p,)* auf der Netzhaut wieder zusammen; dagegen haben sich die von der fernen Nadel *(r)* herkommenden Strahlen bereits innerhalb des Glaskörpers vereint, sie gehen von diesem Punkte gekreuzt wieder weiter und liefern natürlich zwei Bilder *(r, r,,)* auf der Netzhaut. Wird die rechte Öffnung im Kartenblatte *(d)* zugehalten, so wird von den zwei Doppelbildern der fernen Nadel das linke *(r,,)* auf der Netzhaut ausgelöscht. Da aber der Bildpunkt auf der Netzhaut durch den Kreuzungspunkt der Sehstrahlen nach außen verlegt wird (pag. 754), so erscheint dem beobachtenden Auge das reehte Doppelbild ausgelöscht. — Analog verhält es sich, wenn für die ferne Nadel *(R)* akkommodiert ist. Dann liefert die nahe Nadel *(P)* ein Doppelbild *(P, P,,)*, weil die von ihr ausgehenden Strahlen sich noch nicht vereinigt haben. Verschluß der rechten Öffnung im Kartenblatt *(d,)* bringt daher auch das rechte Doppelbild *(P,)* auf der Netzhaut in Wegfall; für das beobachtende Auge verschwindet aber natürlich das linke Doppelbild.

Fig. 229.



Der *Scheiner*sche Versuch.

Akkommodation für die Weite.

Es ist mehrfaeh behauptet worden, daß bei Tieren (*Morat* u. *Doyon*[45]) und auch beim Menschen (*Herm. Müller*[46]) der Sympathicus sich bei der Akkommodation für die Ferne beteiligt. Reizung desselben soll die Linse flacher machen. Diese Angaben werden jedoch von anderer Seite bestritten (*Römer* u. *Dufour*[47]).

Vergleichendes.

Die Akkommodation erfolgt bei allen Säugetieren nach demselben Prinzip, bei den anderen Tieren aber in abweichender Weise. Die Angaben der verschiedenen Untersucher (*Beer*[48], *Heine*[49], *Hess*[50]) weiehen teilweise im einzelnen von einander ab. Naeh *Hess*[50] erfolgt bei den meisten Fisehen, deren Augen in der Ruhe für die Nähe eingestellt sind. Akkommodation für die Ferne dadurch, daß die in ihrer Form unveränderte Linse durch den M. retractor lentis (vgl. § 319) der Netzhaut genähert wird; — bei den Amphibien erfolgt Akkommodation für die Nähe dadurch, daß die in ihrer Form unveränderte Linse durch Contraction eines Muskels (Urodelen) oder zweier Muskeln (Anuren) von der Netzhaut entfernt wird; — bei den Reptilien und Vögeln erfolgt Akkommodation für die Nähe dadurch, daß die vordere Fläche der Linse stärker gewölbt wird, und zwar durch Druck der Binnenmuskeln auf die peripheren Teile der Linsenvorderfläche (also durchaus abweiehend von dem Verhalten bei den Säugetieren). — Bei den Cephalopoden erfolgt nach *Hess*[50] Akkommodation für die Nähe dadurch, daß die in ihrer Form unveränderte Linse durch Zunahme des intraoculären Druckes von der Netzhaut entfernt wird.

302. Refraktionszustand des normalen Auges.

Refraktionsanomalien.

Fernpunkt und Nahepunkt.

Die Grenzen, innerhalb derer ein deutliches Sehen möglich ist, sind für die verschiedenen Augen verschieden. Man bezeichnet als Fernpunkt

(oder Ruhepunkt) den Punkt, auf den das Auge in der Ruhe, bei völlig erschlafftem Akkommodationsmuskel eingestellt ist, — als Nahepunkt den Punkt, auf welchen es bei stärkster Akkommodationsanstrengung eingestellt ist. Die Entfernung dieser beiden Punkte wird Akkommodationsbreite oder Akkommodationsgebiet genannt. Man unterscheidet nun vier verschiedene Arten von Augen:

Akkommodationsbreite.

Fig. 230.

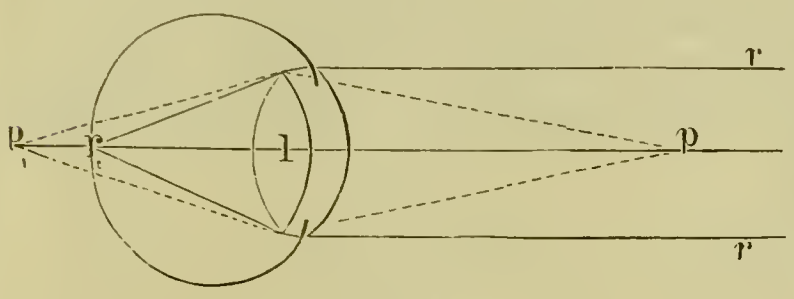
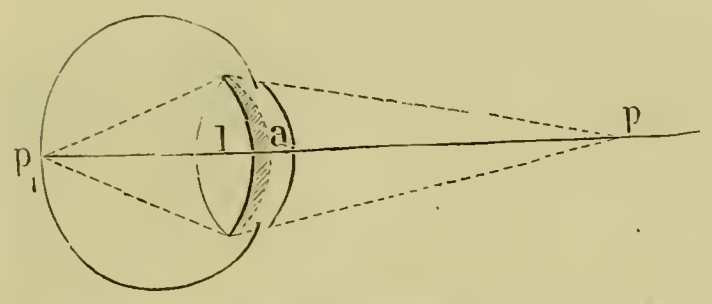


Fig. 231.



Refraktionszustand des normalen ruhenden und des akkommodierten Auges.

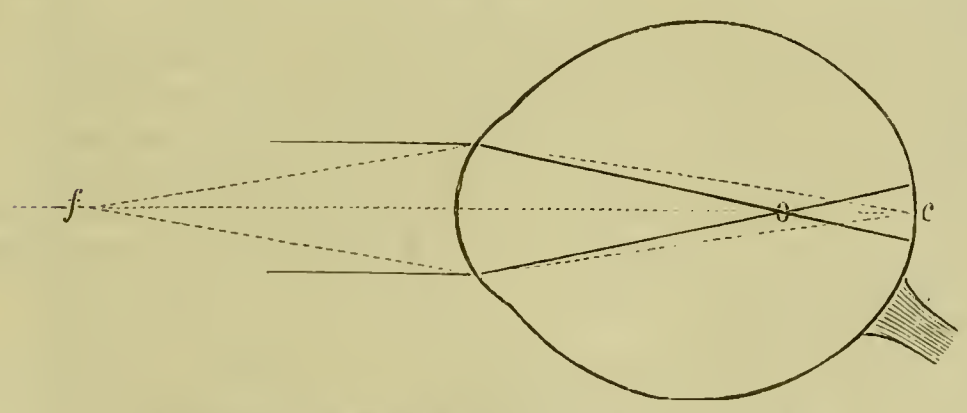
1. Das normalsichtige Auge — (Emmetropie) ist in der Ruhe so eingerichtet, daß parallele Strahlen (Fig. 230. *rr*), also von Objekten aus weitester Ferne, auf der Netzhaut zur Vereinigung (r_1) kommen. Der Fernpunkt ist also $= \infty$. Bei stärkster Akkommodation für die Nähe werden noch Strahlen auf der Netzhaut vereinigt (Fig. 231. p_1), welche von einem Lichtpunkte in 12 *cm* Entfernung vor dem Auge ausgehen, der Nahepunkt ist also 12 *cm*. Die Akkommodationsbreite ist daher $= \infty$.

Das normalsichtige Auge.

2. Das kurzsichtige Auge — (Fig. 232) (Myopie) ist zu lang gebaut, seine Netzhaut liegt zu weit nach hinten. Es vermag daher in der Ruhe aus größter Ferne parallel einfallende Strahlen nicht auf der Netzhaut in einem Punkte zu vereinigen; dieselben schneiden sich vielmehr schon innerhalb des Glaskörpers (bei *o*), gehen dann gekreuzt weiter und bilden auf der Netzhaut einen Zerstreuungskreis. Erst wenn der Lichtpunkt dem Auge genähert worden ist *(f)*, werden die von ihm ausgehenden Strahlen auf der Netzhaut des ruhenden Auges vereinigt. Das ruhende kurzsichtige Auge vermag also nur divergent einfallende Strahlen auf der Netzhaut zu vereinigen. Der Fernpunkt liegt also abnorm nahe. Bei intensivster Akkommodationsanstrengung können Gegenstände noch in größerer Nähe als vom emmetropischen Auge scharf gesehen werden. Der Nahepunkt liegt also ebenfalls abnorm nahe; die Akkommodationsbreite ist verringert.

Das kurzsichtige Auge.

Fig. 232.



Refraktionszustand des kurzsichtigen Auges.

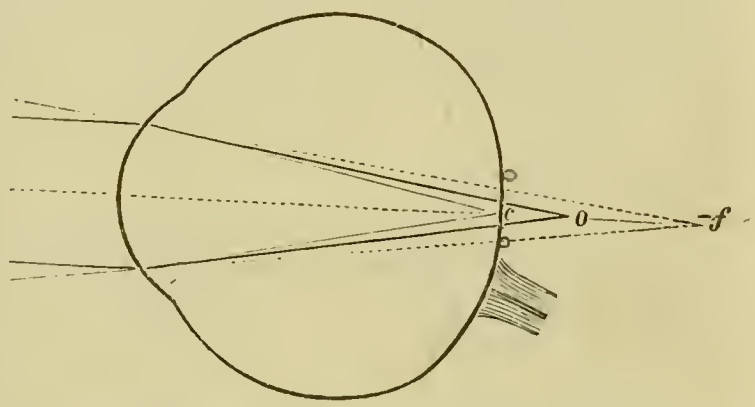
Die Korrektion dieser Refraktionsanomalie liefert ein Zerstreuungsglas, welches die aus weiter Ferne parallel einfallenden Strahlen divergent macht, so daß sie nun auf der Netzhaut vereinigt werden können.

3. Das übersichtige Auge — (Fig. 233) (Hyperopie) ist zu kurz gebaut, seine Netzhaut liegt zu weit nach vorn. Es vermag daher in der Ruhe parallele Strahlen nicht auf seiner Netzhaut zu ver-

Das übersichtige Auge.

einigen, dieselben schneiden sich vielmehr erst hinter der Netzhaut (in *o*). Nur konvergent auffallende Strahlen können von dem ruhenden hyperopischen Auge auf der Netzhaut vereinigt werden (*c*). Alle von Naturobjekten ausgehenden Strahlen sind aber entweder divergent oder höchstens annähernd parallel, niemals aber konvergent. Daraus folgt, daß kein Weitsichtiger bei ruhender Akkommodation ohne Sammellinse deutlich sehen kann. Wird der Akkommodationsmuskel in Tätigkeit versetzt, so können schwächer konvergierende, dann parallele, schließlich wohl auch gering divergente Strahlen je nach der wachsenden Stärke des Akkommodationseffektes vereinigt werden. — Der Fernpunkt ist also negativ (in — f), der Nahepunkt abnorm weit, die Akkommodationsbreite ist = ∞.

Fig. 233.



Refraktionszustand des übersichtigen Auges.

Die Korrektion dieser Refraktionsanomalie liefert eine Konvexlinse, welche divergente und parallele Strahlen konvergent macht.

Das weitsichtige Auge.

4. Das weitsichtige Auge (Presbyopie) — ist ein Auge mit herabgesetzter oder aufgehobener Akkommodationsfähigkeit; mit zunehmendem Alter kommt es infolge von Veränderungen der Linse regelmäßig zu einer Abnahme der Akkommodationsfähigkeit (vgl. pag. 761). Das weitsichtige Auge sieht in der Ferne, wie ein normales, emmetropisches, es kann aber nicht so wie dieses auf die Nähe akkommodieren. Der Fernpunkt ist also normal, der Nahepunkt abnorm weit.

Die Korrektion dieser Refraktionsanomalie liefert eine Konvexlinse, welche die fehlende Akkommodation ersetzt.

Bestimmung des Nahepunktes,

Zur Bestimmung des Nahepunktes bringt man kleinste Objekte (z. B. feinste Druckschrift) näher und näher an das Auge, bis sie endlich undeutlich werden. Der Abstand des noch möglichen deutlichen Sehens bezeichnet den Nahepunkt. Besser bedient man sich für diesen Zweck der Optometer. Auf einem Maßstabe, über welchen das zu untersuchende Auge der Länge nach (wie über einen Gewehrlauf hinweg) visiert, kann ein feines Objekt, z. B. eine Stecknadel, verschoben werden. Man nähert diese dem Auge, bis sie nicht mehr scharf gesehen werden kann. Der Maßstab gibt direkt den Abstand des Nahepunktes an. — Andere Optometer beruhen auf dem *Scheiner*schen Versuche (pag. 758). Bei analoger Anordnung (wie vorstehend) betrachtet man das Objekt durch zwei Stichöffnungen eines Kartenblattes. Ist das Objekt näher an das Auge gebracht, als der Nahepunkt liegt, so erscheint es im Doppelbilde.

des Fernpunktes,

Für die Bestimmung des Fernpunktes genügt es in der Praxis zur Erzielung paralleler Lichtstrahlen, Sehproben (Buchstaben verschiedener Größe) in 5—6 *m* Entfernung aufzustellen. Man sucht nun das stärkste Konvexglas (bei Hyperopie) oder das schwächste Konkavglas (bei Myopie) heraus, mit welchem noch die kleinstmöglichen Buchstaben sicher erkannt werden können. Die Brennweite der dabei gefundenen Linse stellt dann die Entfernung des Fernpunktes vom Auge dar. Findet man z. B. bei einem myopischen Auge, daß die kleinstmöglichen Buchstaben erkannt werden durch ein Konkavglas von 5 D (Brennweite = $^1/_5$ *m* = 20 *cm*), so liegt der Fernpunkt 20 *cm* vor dem Auge. Durch das Konkavglas werden ja die parallelen Strahlen so divergent gemacht, als ob sie von dem Brennpunkte des Glases, also von einem Punkte in 20 *cm* Entfernung ausgingen. Das auf diese Weise gefundene Konkav- resp. Konvexglas ist natürlich zugleich dasjenige, welches zur Korrektion der Refraktionsanomalie dient. — Man bestimmt bei dieser Art der Untersuchung zugleich mit dem Fernpunkt (also der Refraktion des Auges) die

der Sehschärfe.

Sehschärfe (vgl. *Löhner*[51]), d. h. die Größe der kleinsten Objekte, welche vom Auge bei normaler, resp. korrigierter Akkommodation in einer bestimmten Entfernung erkannt werden. Man nimmt dabei an, daß normale Sehschärfe dann vorhanden ist, wenn Buchstaben unter einem Gesichtswinkel von 5 Bogenminuten noch erkannt werden. Die *Snellen*schen Sehproben sind

so eingerichtet, daß die bei jeder Sehprobe angegebene Nummer die Entfernung in Metern angibt, in welcher die Buchstaben unter einem Gesichtswinkel von 5 Bogenminuten erscheinen, also bei normaler Sehschärfe erkannt werden müssen, also Nr. 6 in 6 *m*, Nr. 5 in 5 *m* Entfernung usw. Würde z. B. nach Korrektion einer etwa vorhandenen Refraktionsanomalie dennoch die Sehprobe Nr. 12 nicht in 12 *m*, sondern erst in 5 *m* Entfernung erkannt, so würde die Sehschärfe $\frac{5}{12}$ betragen.

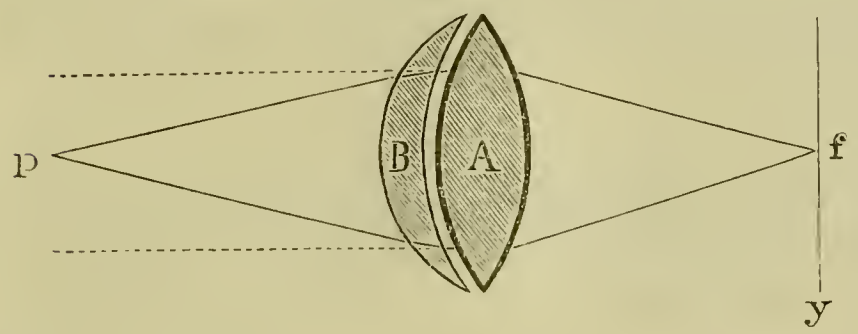
Für die Bestimmung des Fernpunktes kann man auch die Optometer benutzen. Da man dabei aber die Bestimmung bei Beobachtung eines nahen Objektes ausführen muß, so bringt man zwischen Objekt und Auge eine Sammellinse von der Stärke und in solcher Lage an, daß die von dem Objekt herkommenden Lichtstrahlen so gebrochen werden, als ob sie von einem Punkt in der zu untersuchenden Entfernung (Fernpunkt) ausgingen.

303. Maß der Akkommodationskraft.

Als Maß der Akkommodationskraft dient eine Sammellinse von gleichem optischen Effekt.

Als Maß der Akkommodationskraft dient der optische Effekt, welcher infolge der durch die Contraction des Akkommodationsmuskels bewirkten Linsenformänderung entsteht. Da durch die Akkommodation das Auge stärker brechend wirkt, so kann dieser optische Effekt der Wirkung einer vor das Auge gesetzten Sammellinse gleichgesetzt werden. Von dem emmetropischen Auge (Fig. 234) werden in der Ruhe Strahlen, welche parallel (punktiert) einfallen, auf der Netzhaut vereinigt. Bei stärkster Akkommodationsanstrengung werden Strahlen, die aus dem Nahepunkte *(p)*, 12 *cm* vor dem Auge, kommen, ebenfalls auf der Netzhaut vereinigt. Der durch die Akkommodation bewirkte optische Effekt ist offenbar derselbe, wie wenn vor das ruhende Auge *(A)* eine Sammellinse *(B)* gesetzt würde, welche die von dem Nahepunkte kommenden Strahlen parallel macht, so daß sie nun von *A* auf der Netzhaut vereinigt werden können. Diese Sammellinse muß offenbar in *p* ihren Brennpunkt haben, ihre Brennweite würde mithin 12 *cm* = 0,12 *m*, ihre Brechkraft also $\frac{1}{0{,}12} = 8{,}3$ Dioptrien sein. Die Akkommodationskraft des emmetropischen Auges beträgt demnach etwas über 8 D. — Als Maß für die Akkommodationskraft eines Auges gilt also allgemein die Brechkraft einer Sammellinse in Dioptrien (d. h. der reciproke Wert der Brennweite derselben in Metern, vgl. pag. 751), die ein aus dem Nahepunkte kommendes Strahlenbündel so bricht, als käme es aus dem Fernpunkte.

Fig. 234.



Abnahme der Akkommodationskraft.

Die Akkommodationskraft nimmt mit zunehmendem Alter regelmäßig ab; sie beträgt im 10. Lebensjahre sogar 15 D, im 32. Lebensjahre nur noch etwa die Hälfte, im 45. Lebensjahre etwa 4 D, im 70. Lebensjahre ist sie fast ganz geschwunden (vgl. Presbyopie, pag. 760).

Die Berechnung der Akkommodationskraft A erfolgt nach der Formel $A = \frac{1}{f} = \frac{1}{l} - \frac{1}{b}$, worin f die Brennweite der in ihrer Wirkung der Akkommodation gleichzusetzenden Sammellinse, l die Entfernung des Nahepunkts, b die des Fernpunkts ist (vgl. pag. 751). Beispiele: Für das emmetropische Auge ist $l = 0{,}12\ m$, $b = \infty$, also $A = \frac{1}{0{,}12} - \frac{1}{\infty} =$ $= \frac{1}{0{,}12} = 8{,}3$ D. Ein kurzsichtiges Auge habe $l = 0{,}10\ m$, $b = 0{,}33\ m$, dann ist

$A = \frac{1}{0,1} - \frac{1}{0.33} = 10 - 3 = 7$ D. Ein anderes kurzsichtiges Auge habe $l = 0,10\ m$, $b = 0,5\ m$; dann ist $A = \frac{1}{0.1} - \frac{1}{0,5} = 10 - 2 = 8$ D, die Akkommodationskraft also normal. Es können nun zwei Augen, welche eine verschiedene Akkommodationsbreite haben, dennoch gleiche Akkommodationskraft besitzen. Es habe z. B. das eine Auge $l = 0,10\ m$, $b = \infty$, also die Akkommodationsbreite unendlich, das andere Auge $l = 0,08$, $b = 0,40\ m$, also die Akkommodationsbreite $0,32\ m$, so ist für das erste Auge $A = \frac{1}{0,1} - \frac{1}{\infty} = \frac{1}{0,1} - 0 = 10$ D und für das zweite $A = \frac{1}{0,08} - \frac{1}{0,4} = 12,5 - 2,5 =$ = ebenfalls 10 D. Umgekehrt können zwei Augen die gleiche Akkommodationsbreite besitzen und dennoch sehr ungleiche Akkommodationskraft haben. Es habe z. B. das erste Auge $l = 0,08$, $b = 0,50\ m$, also die Akkommodationsbreite $0,42\ m$; das zweite Auge $l = 0,12$, $b = 0,54$, also ebenfalls die Akkommodationsbreite $0,42\ m$, dann ist für das erste Auge $A = \frac{1}{0,08} - \frac{1}{0,5} = 12,5 - 2,0 = 10,5$ D, für das zweite Auge $A = \frac{1}{0,12} - \frac{1}{0,54} =$ $= 8,33 - 1,85 = 6,48$ D.

Das allgemeine Gesetz über das Verhältnis zwischen Akkommodationsbreite und Akkommodationskraft lautet nun: Sind die Akkommodationsbreiten zweier Augen gleich groß, so sind ihre Akkommodationskräfte nur dann gleich groß, wenn ihre Nahepunkte gleich sind. Sind jedoch die Akkommodationsbreiten gleich groß für zwei Augen, sind aber die Nahepunkte beider ungleich, so sind auch die Akkommodationskräfte ungleich groß, und zwar ist letztere in demjenigen Auge am größten, in welchem der Abstand des Nahepunktes am kleinsten ist. Es hat dies darin seinen Grund, daß jeder Unterschied der Entfernung in der Nähe einer Linse einen viel bedeutenderen Einfluß auf das Bild ausübt, als der Unterschied der Entfernung in weitem Abstande von der Linse. So kann ja das normale Auge in dem Abstande zwischen 60—70 *m* bis zur weitesten Entfernung ohne alle Akkommodation deutlich sehen (vgl. pag. 757).

304. Chromatische und sphärische Aberration.

Mangelhafte Centrierung der brechenden Flächen. — Astigmatismus.

Chromatische Aberration.

1. **Chromatische Aberration im Auge.** — Da das weiße Licht sich aus Lichtstrahlen von verschiedener Wellenlänge (entsprechend den Farben des Spektrums, § 309) und von verschiedener Brechbarkeit zusammensetzt, so findet bei jeder Brechung zugleich eine Zerlegung des weißen Lichtes in die verschiedenen Lichtstrahlen statt. Am stärksten werden die violetten, am schwächsten die roten Strahlen gebrochen. Von einem weißen Punkt auf schwarzer Fläche kann daher auf der Netzhaut kein scharfes, einfaches Bild erscheinen; es entstehen vielmehr viele, farbige Punkte hintereinander. Wird das Auge so stark akkommodiert, daß die violetten Strahlen zu einem scharfen Bildchen sich vereinigen, so müssen die folgenden Farben alle konzentrische Zerstreuungskreise liefern, die nach dem Roten zu immer umfangreicher werden. Im Centrum aller Kreise, wo alle Spektralfarben sich decken, entsteht durch Vereinigung aller ein weißer Punkt, um welchen herum farbige Ringe liegen. — Der Abstand des Brennpunktes der roten Strahlen von dem für die violetten ist im Auge = 0,58—0,62 *mm*. Daher liegen auch Nahe- und Fernpunkt für violettes Licht dem Auge näher als für rotes. Weiße Objekte erscheinen so jenseits des Fernpunktes rötlich gerändert, diesseits des Nahepunktes jedoch violett.

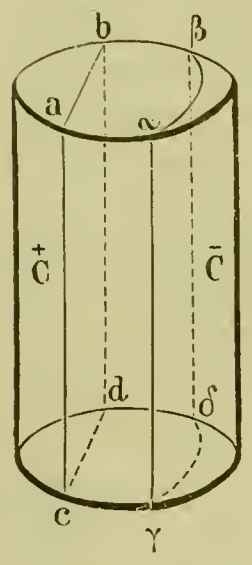
Sphärische Aberration.

2. **Monochromatische oder sphärische Aberration.** — Abgesehen von der Zerlegung des weißen Lichtes in seine Komponenten, erleiden auch die von einem Punkte ausgehenden Strahlen einfachen Lichtes dadurch eine Abweichung von ihrer Wiedervereinigung in einen einzigen Punkt, daß die Randbezirke der brechenden, (wenn auch nur annähernd) kugeligen Flächen die Strahlen viel stärker brechen als die mittleren Teile derselben. Es wird also so nicht ein Bildpunkt, sondern es werden viele gebildet. — Als natürliche Korrektion dieses Verhaltens dient einmal die Iris, welche die Randstrahlen abhält (Fig. 225), besonders bei stärkster Wölbung der Linse, bei welcher sich das Sehloch verkleinert. Dazu kommt ferner noch, daß der Randbezirk der Linse ein schwächeres Lichtbrechungsvermögen besitzt als die centrale Substanz; endlich sind die Bezirke der brechenden Flächen im Auge nach dem Rande hin weniger gewölbt als die der optischen Achse näher liegenden Teile [vgl. die Form der Hornhaut (pag. 740) und der Linsenflächen (pag. 744)].

3. **Mangelhafte Centrierung der brechenden Flächen.** — Etwas störend für die scharfe Projektion des Bildes wirkt die im Auge vorhandene, nicht vollkommen genaue Centrierung der brechenden Flächen. — So liegt der Scheitelpunkt der Hornhaut nicht absolut genau im Endpunkte der optischen Achse; auch die Scheitelpunkte der beiden Linsenoberflächen und selbst die der verschiedenen Linsenschichten fallen nicht genau in die optische Achse. Freilich sind die Abweichungen und die dadurch bewirkten Sehstörungen gewöhnlich nur geringfügig. *Mangelhafte Centrierung der brechenden Flächen.*

4. **Regelmäßiger Astigmatismus.** — Wenn die Krümmung der brechenden Flächen des Auges in verschiedenen Meridianen verschieden stark ist, so können sich die Lichtstrahlen nicht in einem Punkte vereinigen. Meistens hat in solchen Fällen die Cornea die stärkste Krümmung im vertikalen Meridian, die schwächste im horizontalen. Die Strahlen, welche durch den vertikalen Meridian gehen, vereinigen sich natürlich zuerst, und zwar in einer horizontalen Brennlinie, dagegen die horizontal eintretenden Strahlen dahinter in einer senkrechten Linie; es fehlt also dem Auge der gemeinsame Brennpunkt der Lichtstrahlen; daher der Name Astigmatismus. Neben der Cornea besitzt auch die Linse etwas von dieser ungleichen Krümmung der Meridiane, aber gerade umgekehrt: folglich wird hierdurch ein Teil der Krümmungsungleichheit der Hornhaut kompensiert und nur ein Teil derselben bleibt somit dioptrisch wirksam. Einen sehr geringen Grad dieser Ungleichheit besitzt sogar das normale Auge (normaler Astigmatismus). Zeichnet man auf weißes Papier zwei feine, sich rechtwinklig schneidende Linien, so wird man finden, daß zum scharfen Sehen der horizontalen Linie das Papier dem Auge etwas näher gehalten werden muß als bei Fixierung der vertikalen; das Normalauge ist also für horizontalliegende Objekte etwas kurzsichtiger als für vertikale. Wird die Krümmungsungleichheit erheblicher, so ist natürlich ein genaues Sehen überhaupt nicht mehr möglich. — Zur Korrektion dient dann ein Glas, welches cylindrisch geschliffen ist, d. h. nach einer Richtung ohne Krümmung, nach der anderen (senkrecht zu dieser stehenden) mit Krümmung versehen ist. Das Glas wird so vor das Auge gesetzt, daß die Richtung der Glaskrümmung mit der Richtung der geringeren Krümmung am Auge zusammenfällt. So stellt z. B. der Abschnitt $\overset{+}{C}$ a b c d des Glascylinders (Fig. 235) eine plankonvexe, der Abschnitt $\overline{C}$ α β γ δ eine konkavkonvexe Cylinderbrille dar. *Regelmäßiger Astigmatismus.* *Korrektion desselben.*

Fig. 235.



Cylindergläser gegen Astigmatismus.

5. **Unregelmäßiger Astigmatismus.** — Wegen der sternförmigen Anordnung der Fasern im Innern der Linse und des infolgedessen bestehenden, ungleichen Verlaufes der Fasern innerhalb verschiedener Teile eines und desselben Linsenmeridianes werden die durch einen Meridian der Linse passierenden Strahlen ebenfalls nicht alle zusammen in demselben Punkte zur Vereinigung kommen können. Daher kommt es, daß wir von fernen, leuchtenden Punkten (Stern oder Laterne) kein scharfes Bild, sondern sternförmige, gezackte, mit Strahlen ausgestattete Figuren sehen. Dasselbe sieht man, wenn man ein Kartenblatt mit feiner Stichöffnung gegen das Licht hält, etwas weiter vom Auge, als der Fernpunkt liegt. Geringe Grade dieses unregelmäßigen Astigmatismus sind normal; hochgradig entwickelt, stören sie erheblich das Sehvermögen durch Erzeugung mehrerer Bildpunkte vom Objektpunkte statt des einzigen (Polyopia monocularis). Auch unregelmäßige Wölbungen in der Cornea können in ähnlicher Weise wirken. *Unregelmäßiger Astigmatismus.*

305. Iris.[52]

1. Die Iris wirkt wie ein Diaphragma optischer Werkzeuge zur Abhaltung der Randstrahlen (pag. 753, Fig. 225), deren Eintritt eine bedeutende sphärische Aberration (§ 304. 2) und infolge davon undeutliches Sehen bewirken würde. — 2. Die Iris reguliert die Beleuchtung, indem sie sich bei heller Beleuchtung verengt, bei schwacher erweitert (Pupillarreflex). *Funktion der Iris.*

3. Sie wirkt in geringem Maße unterstützend für den Akkommodationsmuskel (pag. 757).

Muskeln und Nerven der Iris.

Die Iris hat zwei Muskeln (pag. 742): — den die Pupille umkreisenden Sphincter, innerviert vom Oculomotorius (§ 261. 2), und den Dilatator pupillae, vom Sympathicus cervicalis versorgt (§ 272. A. 1). Beide Muskeln stehen in einem antagonistischen Verhältnisse, daher erweitert sich die Pupille nach Lähmung des Oculomotorius (pag. 610) durch Übergewicht des Sympathicus; umgekehrt verengert sie sich nach Ausrottung des Sympathicus (pag. 641). Bei gleichzeitiger Reizung beider Nerven verengt sich die Pupille; es überwiegt also die Reizbarkeit des Oculomotorius.

Einwirkungen auf die Bewegungen der Iris.

Bewegungen der Iris erfolgen, sowohl bei Lichtreiz der Netzhaut (Verengerung der Pupille) als auch bei Verdunkelung der Netzhaut (Erweiterung der Pupille). — 1. Lichtreiz der Netzhaut hat eine (der Intensität und Extensität desselben entsprechende) Verengerung der Pupille zur Folge; dieselbe Wirkung hat Reizung des Opticus selbst (*Herbert Mayo*, 1823). Der Reiz wird reflektorisch auf die Bahn des Oculomotorius übertragen: das Centrum für die Pupillenverengerung liegt in den vorderen Vierhügeln dicht am Aquaeductus Sylvii (vgl. § 293. IV.). Nach der Durchschneidung des Opticus wird das Sehloch weiter; die nun nachfolgende Durchschneidung des Oculomotorius vermag nicht noch mehr erweiternd zu wirken (*Knoll*[53]).

2. Nach Verdunkelung der Netzhaut erweitert sich die Pupille anfangs rasch, später langsamer. Das Centrum für die Pupillenerweiterung liegt in der Medulla oblongata (§ 280. 9) und im Rückenmark im Bereich des ersten bis dritten Brustwirbels (Centrum ciliospinale, § 277. 1); die centrifugale Bahn verläuft durch die Rami communicantes der 3 oberen Brustnerven in den Halssympathicus bis zum Ganglion cervicale supr., dessen Ganglienzellen in den Verlauf eingeschaltet sind, dann durch das carotische Geflecht und den 1. Ast des Trigeminus (vgl. Ganglion ciliare, § 263. I.) zum Auge. Kurz nach der Verdunkelung muß eine Lichteinwirkung eine bedeutende Stärke haben, um pupillenverengernd zu wirken, nach länger bestehender Verdunkelung genügt ein schwächeres Licht. Ein Lichtblitz, der einer längeren Verdunkelung folgt, bewirkt stärkere und längere Verengerung; langsame Steigerung der Lichtintensität ist fast wirkungslos (*Garten*[54]).

Physiologische Pupillenweite.

Die Pupillenweite und Pupillenreaktion ist nach *O. Schirmer*[55] wesentlich abhängig vom Adaptationszustande des Auges (§ 311). Ist die Adaptation an eine bestimmte Helligkeitsstufe erreicht, so erlangt die Pupille nach anfänglicher Verengerung oder Erweiterung innerhalb einer Belichtung von 100 bis 1100 Meterkerzen wieder dieselbe Größe, die physiologische Pupillenweite ($3^1/_4$—4 *mm*). Bei stärkerer resp. schwächerer Beleuchtung bleibt die Pupille dauernd enger resp. weiter. *Sachs*[56] und *Abelsdorff*[57] zeigten, daß für farbiges Licht die pupillomotorische Wirkung und der optische Empfindungseffekt vollständig parallel gehen, also vom Adaptationszustande abhängen. Lichter, welche gleich hell erscheinen, haben gleiche pupillomotorische Wirkung; Lichter, welche für das Hellauge gleiche pupillomotorische Wirkung haben, haben ungleiche Wirkung für das Dunkelauge.

Die Pupillenweite nimmt vom 1. Lebensmonat zu bis zum 3.—6. Jahre, mit ihr auch die Reaktionsamplitude (*Pfister*[58]).

Bahnen des Pupillarreflexes.

Die centripetale Leitung der Reize für die Pupillenbewegung vom Auge zum Gehirn erfolgt durch den N. opticus, entweder durch besondere von den Sehfasern verschiedene Pupillenfasern (vgl. § 260, *v. Gudden*[59]) oder zunächst auf gemeinsamer Bahn mit den zum Bewußtsein gelangenden optischen Reizen (*Hess*[60]). Von den primären Opticuscentren (§ 260) an verlaufen aber die beiden Bahnen jedenfalls getrennt von einander: die zum Bewußtseinsorgan (Rinde des Hinterhauptslappens)

führende Bahn geht im wesentlichen durch das Corpus geniculat. laterale und weiter durch die Gratioletsche Sehstrahlung; die Bahn für den Pupillarreflex durch den vorderen Vierhügel. In pathologischen Fällen wird daher je nach dem Sitz der Erkrankung sowohl Störung des Sehvermögens bei erhaltenem Pupillarreflex, als auch umgekehrt Störung des Pupillarreflexes bei unbeeinträchtigtem Sehvermögen beobachtet.

Wo Semidecussation der Sehnerven vorhanden ist, sind stets beide Pupillen gleich weit und reagieren gleichsinnig (Mensch, Katze): bei Belichtung resp. Verdunkelung nur eines Auges tritt der Reflex auch auf dem anderen Auge ein (consensuelle Reaktion); — bei Tieren mit totaler Kreuzung (Pferd, Eule) und bei solchen, welche nur eine sehr geringe Zahl ungekreuzter Fasern im Tractus opticus enthalten (Kaninchen), bleibt der Pupillarreflex auf das Versuchsauge allein beschränkt (*Steinach*[61]). *Consensuelle Reaktion.*

Bei erregbaren Personen, deren Pupillen leicht reagieren, findet man, daß das stärker beleuchtete Auge eine etwas engere Pupille hat (*Pick*[62]). *Piper* u. *Abelsdorff*[63] fanden, wenn ein Auge verdunkelt und in das andere Licht geworfen wurde, stets die Pupille des belichteten Auges enger.

Als Mitbewegung erfolgt Pupillenverengerung bei Akkommodation für die Nähe (pag. 757), ferner bei starker Anstrengung zum Schließen der Lidspalte (*A. Westphal*[64], *Piltz*[65]) und bei der Convergenzbewegung, Drehung der Bulbi nach innen (*Scheiner*, 1619), die auch im Schlafe vorhanden ist (pag. 696) (*Fontana*, 1765). *Pupillenverengerung als Mitbewegung.*

Bei gewissen Bewegungen, welche in der Medulla oblongata ausgelöst werden (forcierte Atmung, Kauen, Sehlucken, Erbrechen), erfolgt als eine Art von Mitbewegung Pupillenerweiterung.

Die Reflexerweiterung der Iris erfolgt später als die Reflexverengerung; nämlich 0,5 beziehungsweise 0,3 Sekunden nach dem Lichtreize (*v. Vintschgau*[66]). — Bei Vögeln erfolgt auf Reizung des Oculomotorius sehr schnelle Contraction; beim Kaninchen verstreichen nach Reizung des Sympathicus bis zum Beginn der Erweiterung 0,89 Sekunden (*Arlt*[67]). Nach *Albrecht*[68] beträgt die Latenzzeit der Pupillenerweiterung auf Reizung des Sympathicus 0,2—0,4 Sekunden. *Zeitliche Verhältnisse.*

Bei den Amphibien und Fischen erfolgt die Verengerung der Pupille auf Lichteinfall nicht auf reflektorischem Wege, sondern durch direkte Reizung der Muskelfasern des M. sphincter pupillae; daher bewirkt auch im exstirpierten Auge Lichtreiz Verengerung der Pupille (*Lambert* 1760); ja, sogar die aus dem Auge herauspräparierte und in Kochsalzlösung gelegte Iris des Aales contrahiert sich auf Lichtreiz (*F. Arnold*[69], *Brown-Séquard*[70], *Gysi*[71]), und zwar sind die grünen und blauen Lichtstrahlen hierbei die wirksamsten. Belichtung der hinteren Irisfläche ist unwirksam. Bei den genannten Tieren sind die Muskelzellen des Sphincter pupillae pigmentiert; die contractionsauslösende Wirkung der Lichtstrahlen scheint durch die Vermittlung des Pigmentes zu erfolgen (*Steinach*[61], *Guth*[72]). Nach Durchschneiden des Sehnerven contrahiert sich gleichwohl noch die Pupille auf Lichteinfall (*Gross*[73], *Hertel*[74]). — Atropin und Cocain erweitern auch die Pupille des ausgeschnittenen Auges (*Magnus*[75]), ebenso Adrenalin (*Ehrmann*[76]). *Pupillenbewegung durch Reizung des M. sphincter.*

Das Centrum für die Pupillenerweiterung (und das ihm untergeordnete Centrum ciliospinale des Rückenmarks) kann außer durch Verdunkelung noch erregt werden: — 1. durch dyspnoetische Blutmischung. Geht die Dyspnoe schließlich in Asphyxie über, so nimmt die starke Erweiterung des Sehloches wieder ab. Vorherige Durchschneidung der peripheren, dilatatorisch wirkenden Fasern macht die Wirkung natürlich unmöglich. Auch plötzliche Anämie hat eine erregende Wirkung. — 2. Reflektorisch: Schmerz bewirkende Reizung sensibler Nerven hat [wie schon die alten Folterakten beweisen, neben Hervortreten der Bulbi (pag. 641)] Erweiterung der Pupillen zur Folge, ebenso wirken die Wehen, ein lauter Ruf ins Ohr, plötzlicher Schreck oder die Erregung der Nerven der Geschlechtsorgane, ferner auch leichte Tasteindrücke. *Erregung des pupillenerweiternden Centrums durch Dyspnoe, durch Schmerz.*

Auch vom Großhirn aus (vgl. pag. 710) kann die Pupillenweite beeinflußt werden. Wenn man in einem dunklen Raume eine Flamme seitlich von dem geradeausblickenden Auge aufstellt und nun plötzlich (bei ungeänderter Blickrichtung) die Aufmerksamkeit auf die Flamme lenkt, so verengt sich das Sehloch („Hirnrindenreflex") (*Haab*[77]). — Mutatis mutandis findet so analog auch eine Erweiterung der Pupille statt (*Piltz*[65]); man beobachtete auch Schwankungen der Pupillenweite durch bloße Vorstellung von Licht oder *Einfluß des Großhirns.*

Finsternis (*Budge* 1855), sogar bei Blinden (*Piltz*[65]). Willkürliche Erweiterung der Pupillen beobachtete *Bloch*[78].

Einfluß der Blutfülle der Irisgefäße.

Einen weiteren Einfluß übt die Blutfülle der Irisgefäße auf die Weite der Pupille aus: Alles, was die Injektion derselben verstärkt, verengt die Pupille, alles, was sie vermindert, erweitert sie. Verengernd wirken daher: exspiratorische Pressung (durch Rückstauung des Venenblutes), — momentan jeder Pulsschlag (durch diastolische Füllung der Arterien), — Abnahme des intraoculären Druckes (z. B. nach Punktion der vorderen Augenkammer), weil, dem verringerten intraoculären Drucke entsprechend, nun um so ungehinderter Blut in die Irisgefäßbahnen eindringt, — ferner auch Lähmung der vasomotorischen Fasern der Iris (pag. 613. 3). Umgekehrt wirken erweiternd auf das Sehloch außer den entgegengesetzten Momenten starke Muskelanstrengung, bei der reichlich Blut in die erweiterten Muskelgefäße einströmt, ferner der Eintritt des Todes. Aus dem Einflusse des Blutgehaltes erklärt sich wohl auch die Tatsache, daß die durch Atropin erweiterte Pupille enger wird, sobald der, die Vasomotoren der Iris führende Sympathicus im obersten Halsganglion ausgerottet wird, ferner, daß nach Ausrottung dieses Ganglions das Atropin stets weniger dilatierend auf das Sehloch dieser Seite wirkt. Auch die noch stärkere Erweiterung der durch Atropin bereits erweiterten Pupille durch Sympathicusreizung ist wohl der Erfolg einer geringeren Injektion der Irisgefäße.

Direkte Reizung am Hornhautrande hat Erweiterung der Pupille zur Folge; man kann sogar durch direkte Reizung an umschriebener Stelle des Irisrandes partielle Erweiterung bewirken (*Langley* u. *Anderson*[79]).

Wirkung der Gifte auf die Iris.

Wirkung der Gifte auf die Iris. — Gifte, welche eine Erweiterung der Pupille bewirken, heißen **Mydriatica:** — Atropin (*Ray, Darries,* 1777), Homatropin, Duboisin, Scopolamin, Daturin, Hyoscyamin, Hyoscin. Das Atropin wirkt lähmend auf die Endigungen der Nn. ciliares breves im Sphincter pupillae (und Akkommodationsmuskel), nicht aber (wie man früher annahm) zugleich reizend auf den Dilatator (vgl. *P. Schultz*[80]). Minimale Dosen Atropin verengern das Sehloch durch Reizung der pupillenverengernden Fasern, kolossale Dosen bewirken mittlere Pupillenweite infolge der Lähmung sowohl der dilatierenden als auch der verengernden Fasern. Das Atropin wirkt noch nach Zerstörung des Ggl. ciliare (*Hensen* u. *Völckers*[38]), ja sogar am ausgeschnittenen Auge (vgl. pag. 765). — Cocain reizt die Endigungen des Sympathicus im Dilatator, in größeren Dosen wirkt es zugleich lähmend auf die Endigungen der kurzen Ciliarnerven.

Intravenöse Injektion von Nebennierenextrakt oder von Adrenalin (vgl. pag. 432) zeigt am Auge alle Zeichen der Halssympathicusreizung (*Lewandowsky*[81]), ebenso subconjunctivale Anwendung von Suprarenin, beim Kaninchen sogar schon Einträufelung in den Conjunctivalsack (*Wessely*[82]). Das Suprarenin wirkt dabei jedoch nicht auf die nervösen Endigungen des Sympathicus, sondern auf den Dilatator selbst: noch drei Monate nach Exstirpation des Ganglion cervicale supremum war der Erfolg der Injektion derselbe.

Gifte, welche eine Verengerung der Pupille bewirken, heißen **Miotica:** — Physostygmin (= Eserin, Alkaloid der Calabarbohne), Nicotin, Piloearpin, Muscarin, Morphin, Physostigmin und Muscarin wirken reizend auf die Endigungen der Ciliarnerven (echte Antagonisten des Atropins).

Ist die eine Pupille durch diese Gifte verengt oder erweitert, so ist die andere umgekehrt weiter oder enger, wegen der Veränderung der einfallenden Lichtmenge.

Die Anaesthetica. — Das Chloroform reizt im Excitationsstadium der Narkose (Beginn der Betäubung) das pupillenerweiternde Centrum, dann wird dieses Centrum gelähmt (so daß auf äußere Reize keine Pupillenerweiterung mehr erfolgt). Hierauf wird das pupillenverengernde Centrum gereizt (wobei die Pupille stecknadelkopfgroß sein kann), und schließlich (Todesgefahr!) wird auch dieses Centrum unter Weiterwerden des Sehloches gelähmt.

Pathologisches: — Mangelnde Pupillenverengerung bei Belichtung der Augen kann herrühren: 1. von einer herabgesetzten Empfindlichkeit der Retinae („sensorieller Reflexausfall"), oder — 2. von einer Lähmung der pupillären Oculomotoriusfasern („motorischer Reflexausfall"), oder — 3. beides kann kombiniert sein. Als „reflektorische Pupillenstarre" (bei Tabes dorsalis und progressiver Paralyse) bezeichnet man das Fehlen der Pupillenverengerung bei Belichtung, während bei Akkommodation und Konvergenz die Reaktion eintritt. — Merkwürdig sind die Fälle der sogenannten paradoxen Lichtreaktion, in denen auf Lichtreiz die Pupillen sich erweitern, vielleicht infolge hochgradiger Erschöpfbarkeit des Oculomotorius, den der Lichtreiz sehr bald lähmt.

306. Entoptische Erscheinungen.

Subjektive Gesichtserscheinungen.

Definition.

Entoptische Erscheinungen werden diejenigen genannt, welche auf der Wahrnehmung von Objekten beruhen, die im Auge selbst vor-

handen sind. — Subjektive Gesichtserscheinungen sind solche, welche nicht durch die normale homologe Erregung der Netzhaut durch das Licht, sondern durch innere, heterologe (mechanische, elektrische, somatische [§ 297]) Reize hervorgerufen werden, welche auf das Auge, den Sehnerven oder Teile der optischen Centralorgane einwirken.

Entoptische Schatten.

1. **Schatten** — können von verschiedenen undurchsichtigen Körpern im Auge auf die Netzhaut geworfen werden und so entoptische Erscheinungen bedingen. — Man werfe durch eine starke Konvexlinse ein kleines Flammenbild auf einen Pappschirm, steche eine feine Öffnung durch das Flammenbild und halte das Auge so an der anderen Seite des Schirmes, daß die hellerleuchtete Stichöffnung sich im vorderen Brennpunkte des Auges (13,75 *mm* vor der Cornea) befindet. Da die von diesem Punkte ausgehenden Strahlen parallel durch die Augenmedien gehen, so entsteht ein diffus erleuchtetes Gesichtsfeld, vom schwarzen Rahmen des Irisrandes eingefaßt. Alle undurchsichtigen Körperchen im Auge, welche von den Lichtstrahlen getroffen werden, werfen einen Schatten auf die Netzhaut und erscheinen so als Flecken (Fig. 236). — Man kann unter diesen Schatten verschiedene Arten unterscheiden; — a) das Spectrum mucolacrimale, besonders an den Lidrändern, herrührend von Schleimflöckchen, Fettkügelchen der *Meibom*schen Drüsen, Staub gemengt mit Tränen; es liefert streifige oder wolkige oder tropfenartige Schatten, die durch den Lidschlag beseitigt werden. — b) Wird die Hornhaut mit dem Finger gedrückt, so zeigen sich runzelartige Schatten der hierdurch hervorgerufenen, transitorischen Hornhautdruckfalten. — c) Perlartige oder dunkle Flecken rühren von Ablagerungen auf und in der Linse, helle und dunkle sternförmige Figuren von dem sternförmigen Bau der Linse her. — d) Die Mouches volantes (*Dechales* 1690), Perlschnüren, Kreisen, Kügelchengruppen oder blassen Streifen vergleichbar, rühren von undurchsichtigen Teilchen [Zellen, zerfallenen Zellen usw.] des Glaskörpers her. Sie bewegen sich in demselben bei schnellen Bewegungen des Auges. — *Listing*[31] zeigte (1845), daß man den Ort, an welchem die schattenwerfenden Objekte sich befinden, annähernd bestimmen kann. Hebt oder senkt man nämlich während der Beobachtung die Lichtquelle (den hellerleuchteten Stichpunkt), so behalten diejenigen Schatten ihren relativen Ort im hellen Gesichtsfelde, welche von Körpern herrühren, die sich im Niveau der Pupillaröffnung befinden (Fig. 236. *2*). Schatten, welche sich scheinbar im gleichen Sinne wie die Lichtquelle bewegen, rühren von Körpern her, die vor der Pupillarebene liegen *(1)*, — diejenigen jedoch, welche sich scheinbar im entgegengesetzten Sinne bewegen, von Körpern hinter der Pupillarebene *(3)*. Hierbei ist natürlich zu berücksichtigen, daß die Eindrücke der erregten Netzhautstellen durch den Knotenpunkt hindurch nach außen projiziert werden (pag. 754).

Spectrum mucolacrimale.

Hornhautdruckfalten.

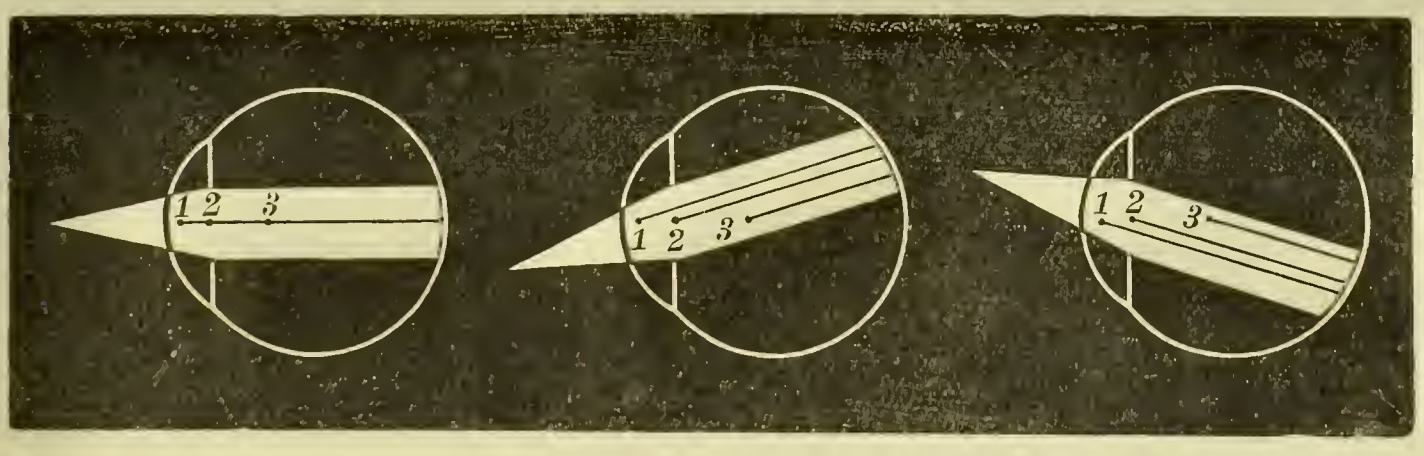
Linsenschatten.

Mouches volantes.

Gefäßschattenfigur.

2. **Die Gefäßschattenfigur** — (*Purkinje*[83] 1819), herrührend von den Gefäßstämmen innerhalb der Retina, welche einen Schatten auf die hinterste Sehicht derselben,

Fig. 236.



Die entoptischen Schatten.

die lichtperzipierenden Stäbchen und Zapfen werfen. Beim gewöhnlichen Sehen nimmt man diese Schatten nicht wahr. Es rührt dies nach *v. Helmholtz*[4] daher, daß die Empfindlichkeit der beschatteten Stellen der Netzhaut größer, ihre Reizbarkeit weniger erschöpft ist als in der ganzen übrigen Netzhaut. Sobald man aber den Ort des Schattens der Gefäße verändert, ihn statt gerade hinter den Gefäßen mehr seitlich und hinten von ihnen entstehen läßt, also auf Stellen, die beim gewöhnlichen Gang der Lichtstrahlen von den Gefäßen keine Schlagschatten erhalten, so tritt sofort die Gefäßschattenfigur hervor. Es handelt sich also darum, Licht möglichst schräg in den Bulbus hinein zu senden. Dies geschieht — 1. indem

man intensives Licht durch die Sclera eintreten läßt (man entwirft auf der Sclera ein kleines, lichtstarkes Bildchen einer Lichtquelle). Bei Bewegung der Lichtquelle bewegt sich die Gefäßfigur in gleichem Sinne; — 2. indem man im Dunkelraume, bei gradaus gerichtetem Auge, ein Licht nahe unterhalb und seitlich vom Auge hin und her bewegt. Mitunter sieht man bei Anstellung dieser Versuche die Macula lutea, — einer gefäßlosen, beschatteten Grube ähnlich (*Purkinje*[83], *Burow*[84]), und zwar (wegen der Umkehr der Objekte) nach innen vom Sehnerveneintritt.

Blutkörperchen in den Netzhautcapillaren.

3. **Erkennung der Bewegung der Blutkörperchen in den Retinacapillaren** *(Boissier).* — Blickt man akkommodationslos gegen eine große, helle Fläche oder durch ein dunkelblaues Glas gegen die Sonne, so sieht man helleuchtende Pünktchen sich auf größere oder kleinere Strecken in verschiedenen gewundenen Bahnen bewegen. Die Erscheinung kommt nach einigen dadurch zustande, daß die roten Blutkörperchen als kleine, lichtsammelnde Konkavscheibchen das von der hellen Fläche auf sie fallende Licht konzentriert auf die Stäbchen der Netzhaut werfen; nach anderen handelt es sich um eine Schattenbildung durch die roten Blutkörperchen (vgl. *Abelsdorff* u. *Nagel*[85]). Es bedarf für jedes Körperchen einer passenden Lage; — rollen sie um, so verschwindet die Lichterscheinung. *Vierordt*[86], der die Bewegung auf eine Fläche projizierte, berechnete aus der Geschwindigkeit derselben die Stromgeschwindigkeit des Blutstromes in den Netzhautcapillaren gleich 0,5 bis 0,75 *mm* in einer Sekunde, was mit den direkten Beobachtungen über die Blutströmung in den Capillaren wohl übereinstimmt (pag. 157). Während der Kompression der Carotis verlangsamt sich die Bewegung; Freigeben derselben, sowie kurze forcierte exspiratorische Pressung, beschleunigt sie *(Landois).*

Gelber Fleck.

4. **Der gelbe Fleck** — erscheint mitunter bei gleichmäßig blauer Beleuchtung als dunkler Kreis. Bei stärkerem Lichte erkennt man die Stelle des gelben Fleckes noch umgeben von einem im Durchmesser etwa dreimal so großen, hellen Hofe, dem „*Löwe*schen Ringe".

Druckerscheinungen.

5. **Die Druckphosphene** *(Klein*[87]) — d. h. diejenigen Erscheinungen, welche unter dem Einflusse des Druckes am Bulbus auftreten. — a) Partieller Druck am Bulbus ruft das sogenannte leuchtende „Druckbild" oder Phosphen hervor, welches schon *Aristoteles* kannte. Durch die Verlegung dieser Netzhauterregung nach außen wird das Phosphen stets an der entgegengesetzten Stelle im Gesichtsfelde wahrgenommen, als wo der Druck die Netzhaut traf; z. B. hat Druck außen am Bulbus die Lichterscheinung innen zur Folge. Ist die Netzhaut verdunkelt, so erscheint das Phosphen leuchtend, ist sie erhellt, so erscheint sie als dunkler Fleck, innerhalb dessen die Gesichtswahrnehmung momentan erlischt (vgl. *Stigler*[88]). — b) Läßt man längere Zeit einen gleichmäßigen Druck von vorn nach hinten auf den Bulbus wirken, so treten, wie schon *Purkinje*[83] sah, nach kurzer Zeit sehr glänzende, wechselnde, lichte Figuren im Gesichtsfelde auf, die ein wunderliches, phantastisches Spiel vollführen und oft den glänzendsten kaleidoskopischen Darstellungen ähnlich sind (*v. Helmholtz*[4]) [wohl dem Gefühle der Formikation beim Druck auf sensible Nerven vergleichbar („Einschlafen der Glieder")]. — c) Bei gleichem, anhaltendem Drucke sah *Purkinje*[83] ein Gefäßnetz auftreten mit strömendem Inhalte, von bläulich silberglänzender Farbe, das den Retinalvenen zu entsprechen scheint. *Vierordt* u. *Laiblin*[89] erkannten dann noch die Verästelungen der Gefäße der Aderhaut rot auf dunklem Grunde als ein Netz mit den für diese Capillaren charakteristischen Formen. — d) Die durch einen mäßig starken Exspirationsstoß (z. B. durch Niesen) bedingte plötzliche venöse Blutdrucksteigerung genügt, um an den Austrittsstellen der Venae vorticosae eine Netzhauterregung hervorzurufen, die im allgemeinen in der Form von 4 hellen Lichtflecken zum Ausdruck kommt, welche je dem Sammelpunkt der Wirbelvenen entsprechen (*Hess*[90]). — e) Nach *Houdin*[91] soll man auch beim Druck auf den Bulbus die Stelle des gelben Fleckes erkennen können.

Entoptische Pulserscheinung.

6. **Die entoptische Pulserscheinung** — (§ 57. 2) (*Landois*) gehört zu den Druckphosphenen und beruht darauf, daß die klopfenden Retinalarterien mechanisch die anliegenden Opticusfasern erregen.

Eintrittsstelle des Sehnerven.

7. **Die Eintrittsstelle des Sehnerven** — nimmt man bei schneller, ruckartiger Bewegung des Auges, besonders nach innen, wahr als feurigen, über erbsengroßen Ring oder Halbring. Wahrscheinlich wird durch die Bewegung der Netzhaut ringsum die Eintrittsstelle des Sehnerven durch die Biegung desselben mechanisch gereizt. *Landois* sah wie *Purkinje* diesen Ring auch dauernd bei starker Wendung des Auges nach innen. Wird die Netzhaut stark beleuchtet, so erscheint der Ring dunkel, bei farbigem Gesichtsfelde andersfarbig (vgl. *Brückner*[92]). Bei gleichzeitiger Erzeugung der Gefäßschattenfigur kann man erkennen, daß die Gefäßstämme aus diesem Ringe hervortreten, ein Beweis, daß der Ring dem Sehnerveneintritte entspricht *(Landois).*

Akkommodationsfleck.

8. **Akkommodationsfleck.** — Akkommodiert man möglichst stark gegen eine weiße Fläche, so erscheint in der Mitte zuerst ein kleiner, heller, zitternder Schimmer, in dessen Mitte ein rauchbrauner, erbsengroßer Fleck auftaucht (*Purkinje*[83], *v. Helmholtz*[4]). Bringt man äußerlich am Bulbus nun noch einen Druck an, so wird dieser Fleck viel deutlicher. Durch gleichzeitige Erregung des vorigen Phänomens (Nr. 7) wird bewiesen, daß die Erscheinung an der Eintrittsstelle des Sehnerven stattfindet (*Landois*).

Akkommodationsphosphen.

9. **Das Akkommodationsphosphen** (*Purkinje*[83], *Czermak*[93]) — ist die Erscheinung eines feurigen Reifens an der Peripherie des Gesichtsfeldes, welcher auftritt, wenn man nach langem, intensivem Akkommodieren für die Nähe im Dunkeln plötzlich die Augen zur Ruhe gehen läßt. Die mit dem Nachlassen sich einstellende, plötzliche Spannung der Zonula Zinnii übt eine mechanische Zerrung des Netzhautrandes aus, oder wahrscheinlicher des dahinter belegenen Netzhautteiles (*Berlin*[94]). *Purkinje*[83] sah die Erscheinung ebenso nach plötzlichem Nachlaß eines Druckes auf das Auge.

Mechanischer Opticus-Reiz.

10. **Mechanischer Opticus-Reiz.** — Auffallender Weise verursacht Durchschneidung des Sehnerven beim Menschen (bei der Enucleierung des Bulbus) keine Lichtwahrnehmung (*Feilchenfeld*[95], *Hess*[96]). *Nagel*[97] führt etwaige Lichtwahrnehmungen dabei auf gleichzeitige Zerrung der Netzhaut zurück. Über das Auftreten von Schmerzempfindung bei der Durchschneidung des Opticus gehen die Angaben auseinander.

Elektrische Erregung.

11. **Elektrische Erregung.** — Bei elektrischen Stromesschwankungen (ein Pol am Oberlid, der andere im Nacken) entstehen starke Lichtblitze, welche das ganze Gesichtsfeld überziehen. Der Schließungsblitz ist bei aufsteigendem, der Öffnungsblitz bei absteigendem Strome stärker (*v. Helmholtz*[4]). Bei gleichmäßig anhaltendem, aufsteigendem Strome am geschlossenen Auge erscheint im weißlich violetten Gesichtsfelde die dunkle Scheibe des Sehnervenhügels. Zugleich ist die Weißerregung gesteigert, die Schwarzerregung vermindert (*G. E. Müller*[98]). Bei absteigendem Strome wird das Gesichtsfeld hingegen grünlich gelb und verdunkelt, in ihm erscheint hellblau die Stelle des Sehnerven (*v. Helmholtz*[4]); werden gleichzeitig äußere Farben betrachtet, so mischen sich diese Farbentöne violett oder gelb den gesehenen Farben bei (*Schelske*[29]). Während des Anelektrotonus der Netzhaut ist (in Übereinstimmung mit den Gesetzen des Elektrotonus, § 254) die Empfindung für die elektrische Lichterscheinung und auch die für objektives Licht vermindert (*O. Schwarz*[100]). — Mitunter erscheint die Stelle der Macula lutea bald dunkel auf hellem, bald hell auf dunklem Grunde, je nach der Richtung des Stromes. Wird der Strom geöffnet, so geht nach einer Umkehr der Erscheinungen das Auge alsbald wieder zur Ruhe über (*v. Helmholtz*[4]).

Haidingers Büschel.

12. Wenn man das Auge auf ein Feld richtet, von welchem polarisiertes Licht herkommt, so erscheinen „*Haidingers*[101] **Polarisationsbüschel**“ im Fixationspunkte. Man sieht sie (*v. Helmholtz*[4]), wenn man z. B. durch ein *Nicol*sches Prisma nach einer hellen Wolkenfläche blickt. Sie erscheinen als helle, durch zwei zusammengesetzte Hyperbeln begrenzte Flecke auf weißem Grunde bläulich, das dunkle Büschel, welches sie trennt und im Centrum am schmalsten ist, gelblich. Nach *v. Helmholtz* ist der Sitz der Erscheinung der gelbe Fleck, sie rührt daher, daß die gelbgefärbten Elemente des gelben Fleckes schwach doppelbrechend sind und von den eintretenden Strahlen an der einen Stelle mehr, an der anderen weniger absorbieren.

Lichterscheinungen aus inneren Ursachen.

13. **Subjektive Gesichtserscheinungen** — entstehen durch innere, heterologe Reizung der Netzhaut und des Sehnerven (z. B. bei heftigen Hustenstößen, verstärktem intraocularen Druck u. dgl.) oder der centralen Gehirnteile. — Erregungen der psychooptischen Centra (§ 291. II) können ausgeprägte Phantasmen hervorrufen, die *Cardanus* (1550), *Goethe, Johannes Müller, Nägeli* u. a. sogar willkürlich an sich hervorrufen konnten. „Video quae volo, nec omnino semper cum volo. Moventur autem perpetuo quae videntur. Itaque video lucos, animalia, orbes ac quaecunque cupio“ *(Cardanus)*. — Menschen, welche an Delirium tremens leiden, vermögen zuweilen selbst am Tage Halluzinationen hervorzurufen, sobald sie an bestimmte Dinge denken (Hallucinationes voluntariae).

307. Das Augenleuchten und der Augenspiegel.

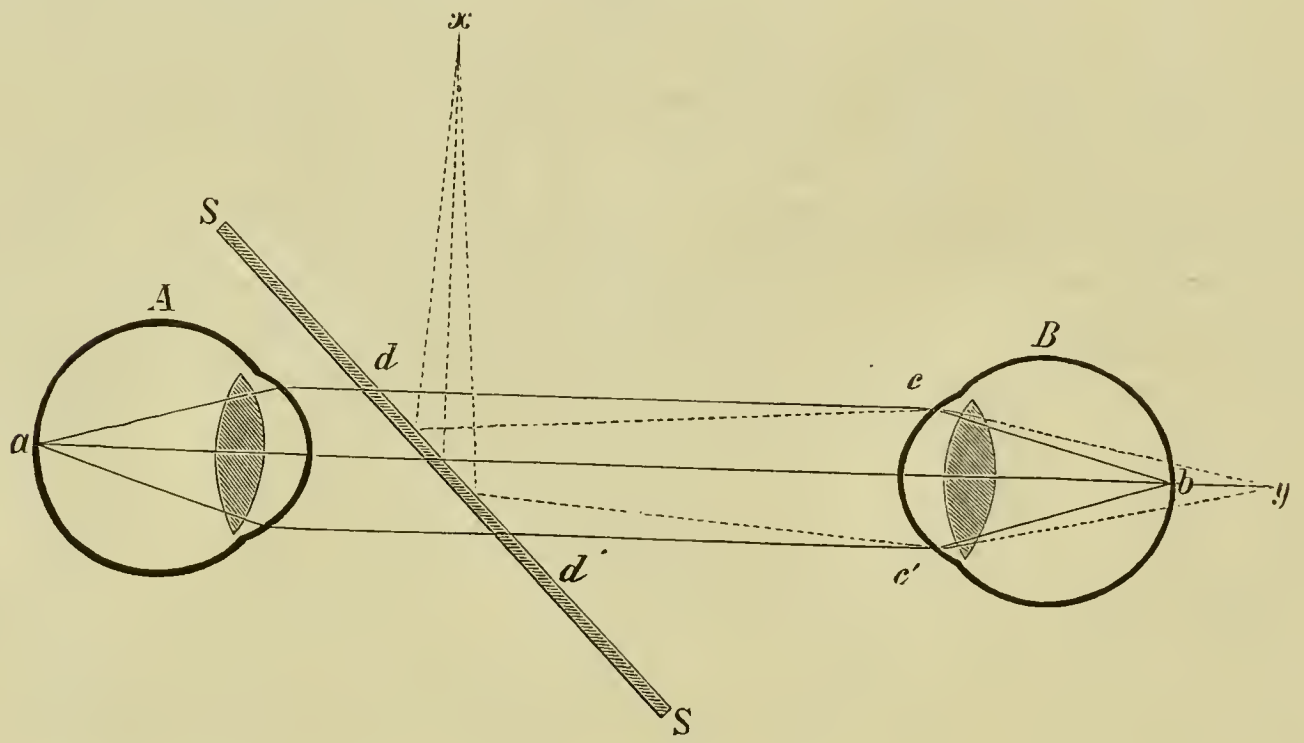
Weshalb der Augenhintergrund dunkel erscheint.

Das in das Auge hineinfallende Licht wird teils von dem schwarzen Uvealpigmente absorbiert, teils wird es diffus reflektiert. Dieses reflektierte Licht tritt durch die brechenden Medien des Auges hindurch wieder nach außen, aber infolge der Brechungsverhältnisse des Auges stets nach derselben Richtung hin, in welcher der Lichtstrahl eingedrungen

ist. Befinden wir uns dem Auge eines anderen gegenüber, so verhindert natürlich unser Kopf, als undurchsichtiger Körper, daß aus der Richtung unseres Kopfes her Lichtstrahlen in das Auge einfallen, es können daher auch keine aus dem Auge nach uns hin heraustreten. Die Pupille des Beobachteten erscheint daher unserem Auge nur deshalb schwarz, weil wir stets denjenigen Strahlen den Eintritt in das Auge verwehren, welche allein in der Richtung gegen unser Auge reflektiert werden könnten. Wollen wir den Augengrund eines anderen erleuchtet sehen, so ist es daher nötig, Lichtstrahlen in derselben Richtung, in welcher wir in das Auge des anderen hineinsehen, in dasselbe hineinzusenden. Man bringt zu diesem Zwecke entweder eine schräg gestellte Glasplatte (Fig. 237, *SS*) zwischen das Auge des zu Untersuchenden *(B)* und das des Beobachters *(A)*; die Glasplatte reflektiert die von der Lichtquelle in x ausgehenden Strahlen in das zu untersuchende Auge, während der Beobachter durch die Glasplatte in gleicher Richtung mit den Lichtstrahlen hindurch sieht; oder man wirft

Beleuchtung des Augengrundes.

Fig. 237.



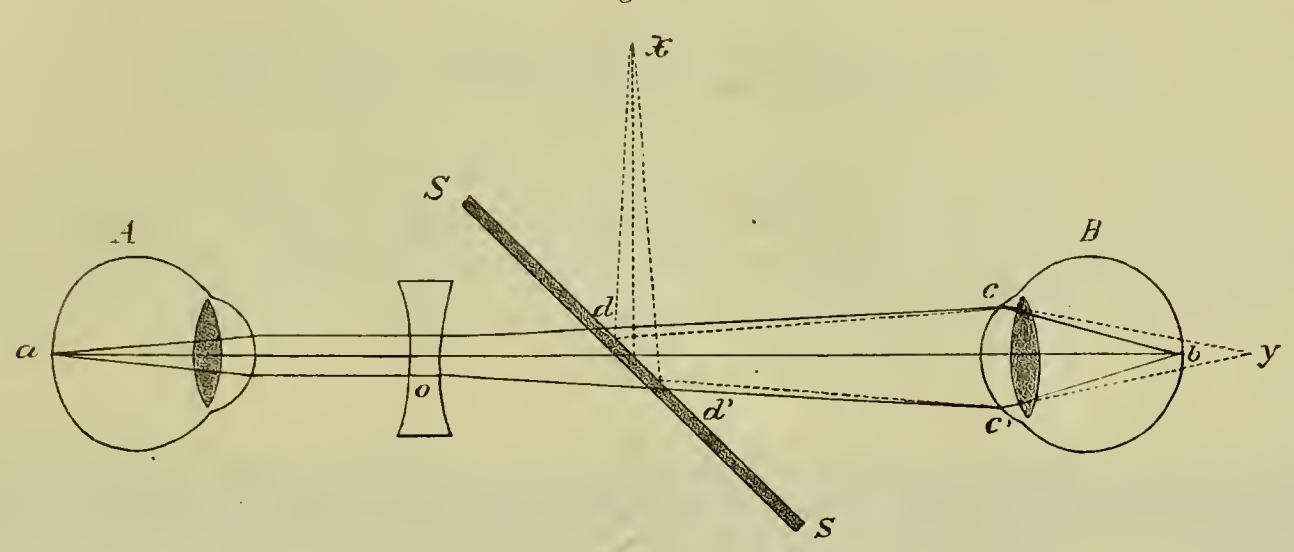
(Fig. 239) mittelst eines in der Mitte durchbohrten Spiegels Licht in das zu untersuchende Auge, während der Beobachter durch die mittlere Öffnung hindurch sieht. Es erscheint dann sofort der Augenhintergrund hell erleuchtet.

Bei Albinos erscheint die Pupille deshalb hellrot, weil Licht durch die pigmentlose Sclera und Uvea ins Auge fallen kann. Legt man ein Diaphragma über das Auge, so daß nur die Pupille frei ist, so erscheint die Pupille ebenfalls schwarz (*Donders*[102]). — Bei manchen Tieren leuchten die Augen in hellgrünem Scheine. Sie besitzen in der Grundsubstanz der Chorioidea eine besondere Lage, das Tapetum, bei Carnivoren aus Zellen, bei den Herbivoren aus Fasern bestehend (vgl. pag. 741), welche Interferenzfarben gibt und viel Licht reflektiert, so daß ein farbiger Schein aus dem Auge hervorleuchtet.

Sollen nun weiterhin Einzelheiten auf dem Augenhintergrunde von dem Beobachter erkannt werden, so ist es dazu nötig, daß die von der Netzhaut des Untersuchten ausgehenden Lichtstrahlen von dem Auge des Beobachters auf seiner Netzhaut vereinigt werden. Das Auge des Beobachters sei stets als emmetrop angenommen (eine etwa vorhandene Refraktionsanomalie also durch ein geeignetes Glas korrigiert). Ist nun das unter-

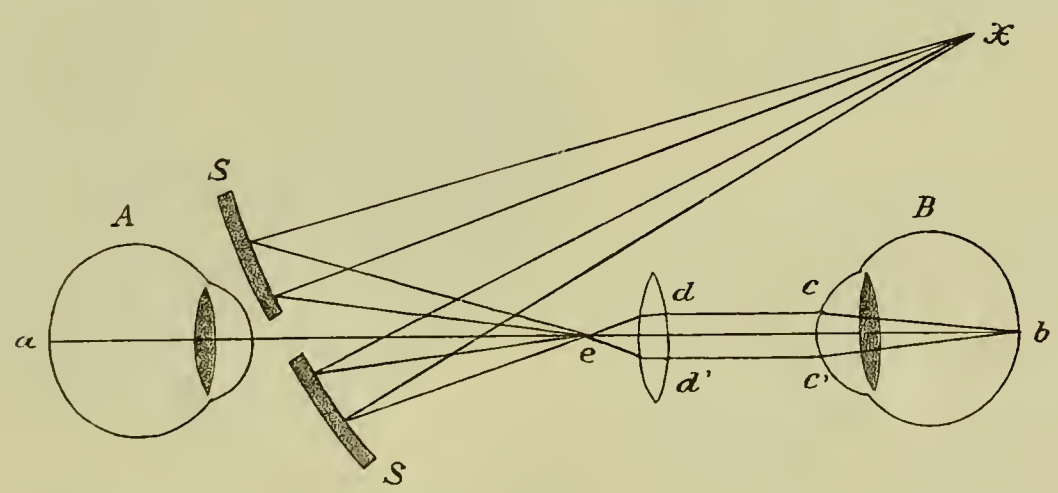
suchte Auge (stets Akkommodationsruhe vorausgesetzt) gleichfalls emmetrop (Fig. 237), so verlassen die von einem Punkte *(b)* der Netzhaut desselben ausgehenden Strahlen das Auge in paralleler Riehtung *(c d—c' d')*, sie können also von dem Beobaehter auf seiner Netzhaut ohne weiteres in einem Punkte *(a)* vereinigt werden. Ist das untersuehte Auge hypermetrop, so verlassen die Lichtstrahlen es in divergenter Richtung, der Beobachter kann sie also ebenfalls (mit Hilfe seiner Akkommodation) auf seiner Netz-

Fig. 238.



haut vereinigen. Ist das untersuchte Auge aber myop (Fig. 238), so sind die aus dem Auge austretenden Lichtstrahlen konvergent *(c d—c' d')*, sie können also von dem Beobachter nicht ohne weiteres auf seiner Netzhaut vereinigt werden. Man bringt in diesem Falle in den Gang der Lichtstrahlen

Fig. 239.



eine Konkavlinse *(o)*; diese maeht die aus dem Auge des Untersuehten konvergent austretenden Liehtstrahlen entweder parallel oder divergent; der Beobaehter kann dieselben nunmehr auf seiner Netzhaut zur Vereinigung bringen. In allen diesen Fällen sieht der Beobachter ein aufreehtes Bild des Augenhintergrundes: Beobaehtung im aufrechten Bilde. *Beobachtung im aufrechten Bilde.*

Man kann die Beobaehtung des Augenhintergrundes aber auch in der Weise ausführen, daß man vor das zu untersuehende Auge eine Konvexlinse bringt (Fig. 239); die von einem Punkte *(b)* der Netzhaut des untersuehten Auges ausgehenden Liehtstrahlen werden dann durch die Konvexlinse in *e* zur Vereinigung gebracht: es entsteht in *e* ein umgekehrtes reelles Bild des Augenhintergrundes. Auf dieses muß das untersuehende Auge sieh einstellen: Beobaehtung im umgekehrten Bilde. *Beobachtung im umgekehrten Bilde.*

Bei der Beobachtung im umgekehrten Bilde ist das auf einmal zu übersehende Feld der Netzhaut größer und das Bild lichtstärker als im aufrechten Bilde; dagegen ist im aufrechten Bilde die Vergrößerung stärker als im umgekehrten Bilde.

Fig. 240 zeigt die Eintrittsstelle des Sehnerven samt dem sie zunächst umgebenden Bezirke eines normalen Augenhintergrundes.

Augenspiegel.

Der Beleuchtungsapparat mit den notwendigen Linsen bildet den „Augenspiegel“ (Ophthalmoskop) von *v. Helmholtz*[103] (1851), das Fundament der modernen Augenheilkunde, mit dem man alle Einzelheiten des Augengrundes übersehen kann.

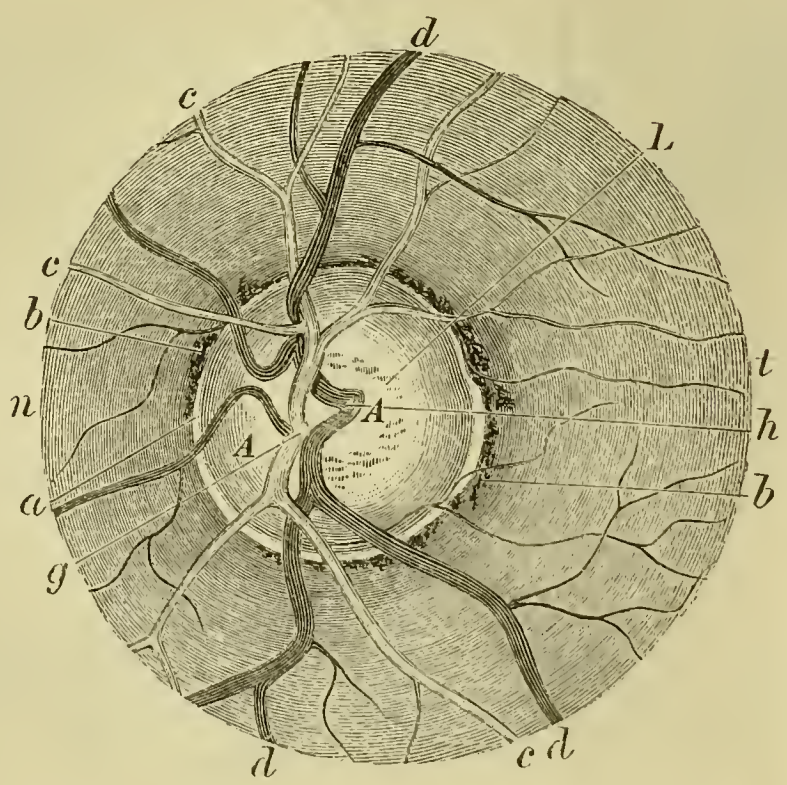
308. Tätigkeit der Netzhaut beim Sehen.

Stäbchen und Zapfen.

I. Nur die Stäbchen und Zapfen sind die lichtempfindenden Teile der Netzhaut, nur sie werden durch die Schwingungen des Lichtäthers in Erregung versetzt. Dies beweist der *Mariotte*sche Versuch (1668), welcher zeigt, daß die Eintrittsstelle des Opticus, an welcher Stäbchen und Zapfen fehlen, ohne Lichtempfindung ist. Man nennt sie daher den „blinden Fleck“.

Fixiert man mit dem rechten Auge (bei geschlossenem linken) das Kreuz in Fig. 241 und entfernt, resp. nähert alsdann die Figur dem Auge so weit, daß das Bild des Kreises auf die Eintrittsstelle des Sehnerven fällt, so verschwindet derselbe. Die Entfernung beträgt bei Fig. 241 etwa 25 *cm*; bringt man die Figur näher an das Auge oder entfernt sie weiter von ihm, so wird zunächst der Rand des Kreises, endlich wieder der ganze Kreis sichtbar. In Fig. 225, pag. 753 fixiert das Auge von den beiden Punkten *f* und *B* den Punkt *f*, so daß sein Bild auf die Fovea centralis *n* fällt (vgl. pag. 774); alsdann fällt das Bild des Punktes *B* auf die Eintrittsstelle des Sehnerven *N* und ist daher unsichtbar.

Fig. 240.



Die Eintrittsstelle des Sehnerven samt dem sie zunächst umgebenden Bezirke eines normalen Augengrundes (nach *Ed. Jaeger*). *A* Sehnervenscheibe (Papille), *a* Bindegewebsring, *b* Chorioidealring, *c* Arterien, *d* Venen, *g* Teilungsstelle des Centralarterienstammes, *h* Teilungsstelle des Centralvenenstammes, *L* Lamina cribrosa, *t* temporale (äußere) Seite, *n* nasale (innere) Seite.

Lage und Größe des blinden Fleckes.

Die Eintrittsstelle des Sehnerven liegt etwa 3,5 *mm* nach innen vom Eintritte der Sehachse in die Netzhaut. Die Stelle selbst besitzt einen Durchmesser von 1,8 *mm* (*v. Helmholtz*[4]). Der blinde Fleck hat die Form eines Ovales (größte Achse vertikal, kleinste horizontal). Der horizontale Durchmesser entspricht rechts 5° 39′ 55″, links 5° 45′ 55″, der vertikale rechts 7° 20′ 49″, links 7° 31′ 40″. Die horizontale Entfernung des Centrums des blinden Fleckes von der Fovea wechselt zwischen 12° 1′ 28″ und 18° 0′ 15″ (*van der Hoeve*[104]). Auf dem blinden Flecke würden noch 11 nebeneinanderliegende Vollmonde verschwinden, ebenso ein menschliches Antlitz bei über zwei Meter Entfernung.

Beweis des Mariotteschen Versuches.

Der Beweis, — daß wirklich die Eintrittsstelle des Sehnerven es ist, welche unempfindlich ist, wird durch folgende Beobachtungen geliefert: — 1. *Donders*[105] entwarf direkt mittelst eines Spiegels ein kleines Flammenbildchen auf der Eintrittsstelle des Sehnerven eines anderen; der Beobachtete hatte keine Lichtempfindung. Diese trat sofort ein, wenn das Flammenbildchen auf die angrenzenden Teile der Retina verschoben wurde. — 2. Kombiniert man mit dem *Mariotte*schen Versuche die Versuche, welche entoptische Phänomene an der Eintrittsstelle des Sehnerven geben (§ 306, 7 und 8), so fallen diese mit dem blinden Fleek zusammen *(Landois)*.

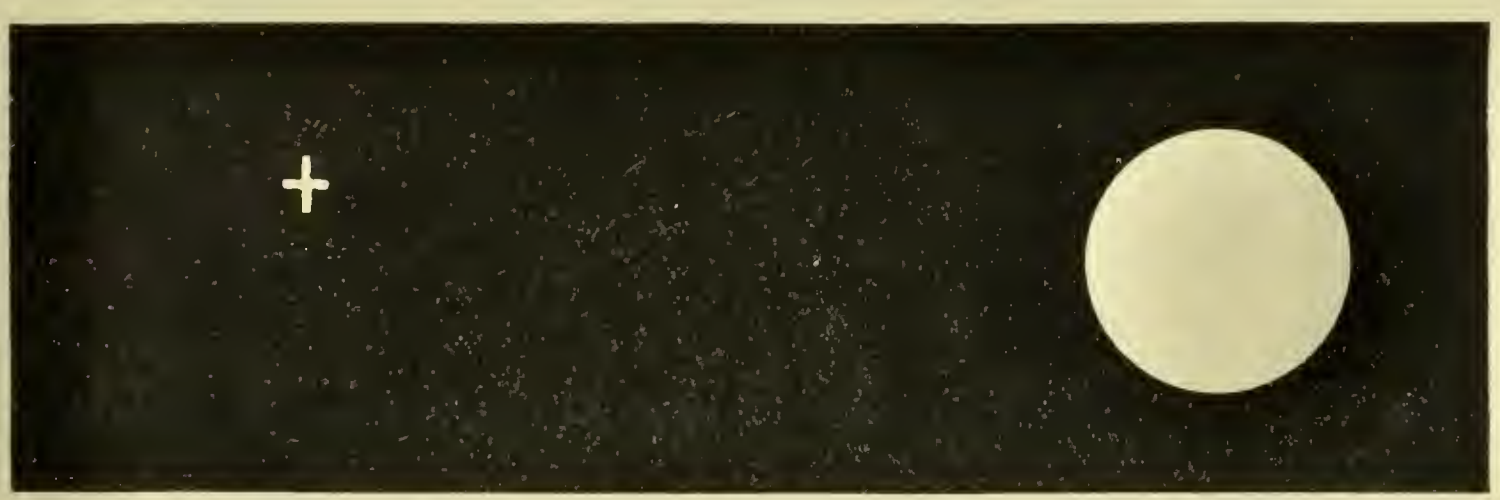
Bestimmung von Form und Größe des blinden Fleckes.

Um in dem eigenen Auge die Form und scheinbare Größe des blinden Fleckes zu bestimmen, befestige man den Kopf etwa 25 *cm* gegenüber einer weißen Papierfläche; auf dieser wird ein kleiner Punkt fixiert, dann geht man von der Stelle des blinden Fleckes auf dem Papiere nach allen Richtungen hin mit einer weißen Feder vor; jedesmal dort, wo zuerst die Federspitze sichtbar wird, mache man eine Marke. So läßt sich der blinde Fleck ringsum „abtasten". Man findet dann, daß derselbe eine unregelmäßig elliptische Form hat, von der man noch als Fortsätze die ebenfalls blinden Anfänge der großen Gefäßstämme der Netzhaut ausgehend findet (*v. Helmholtz*[4]).

Ausfüllung des blinden Fleckes im Gesichtsfelde.

Der blinde Fleck im Auge bewirkt keinen wahrnehmbaren Ausfall innerhalb des Gesichtsfeldes. Da an dieser Stelle eben gar keine Erregung durch das Licht stattfindet, so kann auch nicht etwa ein schwarzer Fleck im Gesichtsfelde entstehen; denn die Empfindung schwarz setzt auch Netzhautelemente voraus, die auf dem blinden Flecke fehlen. Durch einen psychischen Akt wird der dem blinden Fleck entsprechende unausgefüllte Bezirk des Gesichtsfeldes nach der Wahrscheinlichkeit ausgefüllt. Daher erscheint uns, wenn ein weißer Punkt auf einer schwarzen Fläche verschwindet, die ganze Fläche schwarz; eine weiße Fläche, von der ein schwarzer Punkt auf den blinden Fleck fällt, erscheint ganz weiß, eine Seite Druckschrift durchweg grau etc. So werden auch der Wahrscheinlichkeit gemäß ersetzt: Teile eines Kreises, mittlere Teile einer langen Linie, das Mittelstück eines Kreuzes. — Solche Bilder jedoch, die sich aus der Wahrscheinlichkeit nicht

Fig. 241.



rekonstruieren lassen, werden auch nicht ergänzt, z. B. nicht das Ende einer Linie oder ein menschliches Antlitz.

Über entoptische Erscheinungen an der Stelle des blinden Fleckes s. § 306, 7 u. 8.

Sehwahrnehmung durch Zapfen und Stäbchen.

II. Die Außenglieder der Stäbchen und Zapfen besitzen runde Konturen; sie stehen zwar dicht nebeneinander, allein es müssen (entsprechend den Zwischenräumen sich berührender Kreise) natürlich Lücken zwischen ihnen vorhanden sein. Diese Lücken sind für das Licht unempfindlich. Das Netzhautbild setzt sich also zusammen wie ein aus runden Steinchen gefügtes Mosaikbild. Die Lücken bedingen aber keinen Ausfall im Gesichtsfelde aus demselben Grunde, aus welchem auch der blinde Fleck keinen derartigen Ausfall verursacht. Läßt man durch einen siebförmig durchlöcherten Schirm Lichtpunkte auf die Fovea centralis fallen, so erscheint eine zusammenhängende helle Fläche, wenn auf jeden Zapfen je ein Lichtpunkt fällt. Hierzu ist erforderlich, daß 140 bis 149 Lichtpunkte auf 0,01 mm^2 der Fovea centralis fallen. [Nach *Salzer*[7] stehen 138 Zapfen auf dieser Fläche.] Sollen die einzelnen Lichtpunkte des Schirmes isoliert wahrgenommen werden, so ist es notwendig, daß jeder belichtete Zapfen von einem Kranze unbelichteter umgeben ist, hierbei müssen 72 Lichtpunkte auf 0,01 mm^2 der Fovea centralis fallen (*Claude Du Bois-Reymond*[106]).

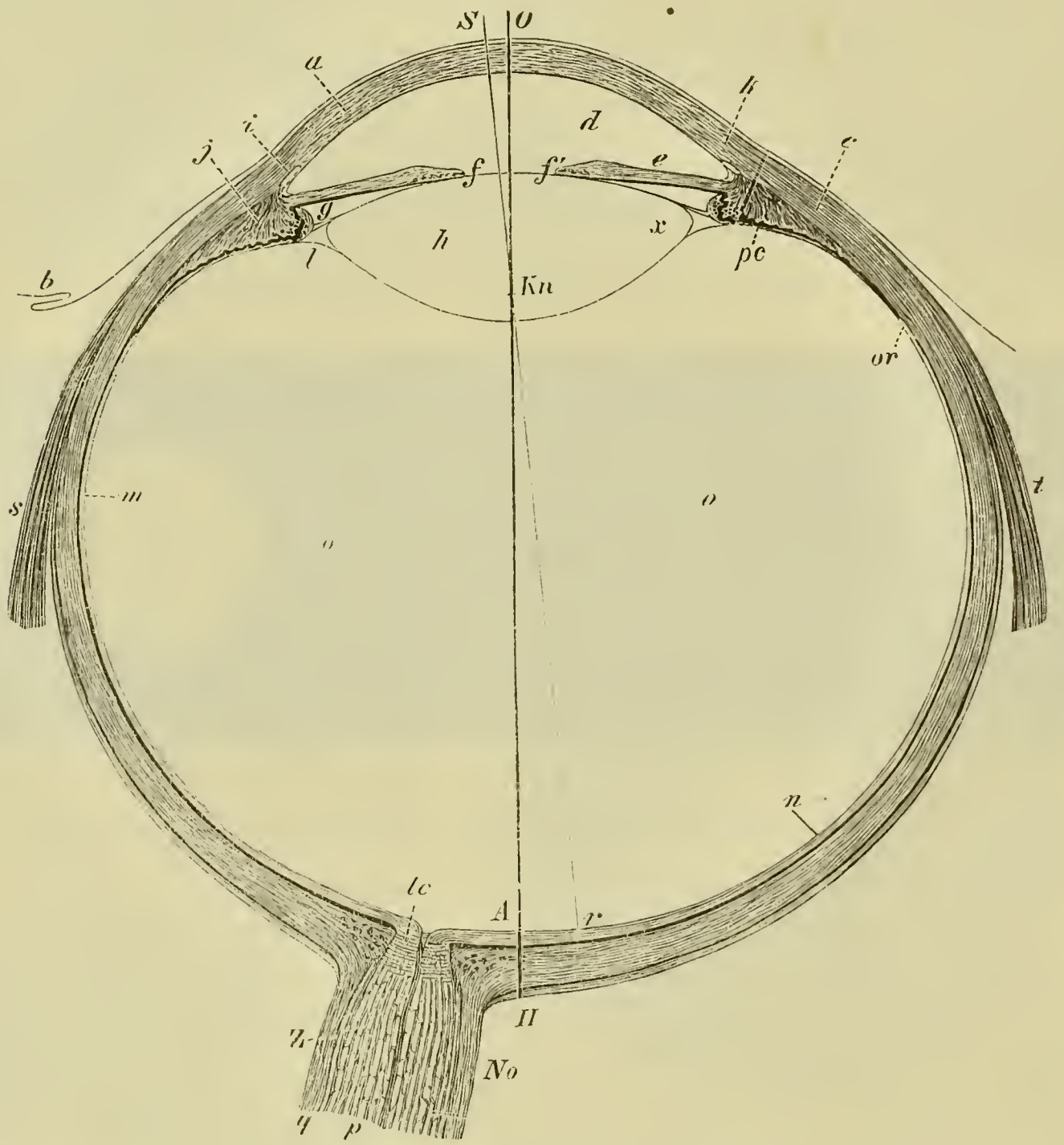
Da die runden Endflächen der Zapfen nicht gerade untereinander liegen, sondern vielfach so, daß eine Reihe der Kreise in die Interstitien der folgenden Reihe sich einfügt, so erklärt es sich, daß feinste nebeneinander gezogene, dunkle Linien alternierende Bie-

gungen zu haben scheinen, da die Bilder derselben alternierend bald rechts, bald links auf die Zapfen fallen müssen.

Fovea centralis.

III. Das schärfste Sehen ist durch die Fovea centralis retinae möglich, wo nur Zapfen, und zwar am dichtesten nebeneinander stehen; spärlicher stehen sie in den peripheren Retinabezirken, hier ist das Sehen viel weniger scharf. Beim möglichst scharfen Sehen wenden wir daher unwillkürlich die Augen so, daß das Netzhautbildchen auf die Fovea

Fig. 242.



Horizontaler Durchschnitt des rechten Auges.

a Cornea, *b* Conjunctiva. *c* Sclera, *d* vordere Kammer, *e* Iris, *ff'* Pupille, *g* hintere Kammer, *l* *Petit*scher Kanal, *j* Ciliarmuskel. *k* Corneo-Scleralgrenze, *i* *Schlemm*scher Kanal, *m* Chorioidea, *n* Retina, *o* Glaskörper, *No* Sehnerv, *q* Nervenscheiden. *p* Nervenfasern. *lc* Siebplatte. — Die Linie *AO* bezeichnet die optische Achse, *Sr* die Sehachse, *r* die Stelle der Fovea centralis.

centralis fällt. Diese Einstellung nennen wir „Fixieren“; der von der

Sehachse. Fovea zu dem Objektpunkte gezogene Sehstrahl heißt die „Sehachse“ (Fig. 242, *Sr*). Dieselbe bildet mit der „optischen Achse“ des Auges *(O A)*, (welche die Centren der sphärischen Flächen der brechenden Augenmedien verbindet), einen Winkel von 3,5—7°; der Schnittpunkt liegt natürlich im Knotenpunkt *(Kn)* der Linse. Das Sehen mit direkter Richtung

Direktes und indirektes Sehen. der Sehachsen auf die Objektpunkte nennt man „direktes Sehen“, das Sehen mit den peripheren Netzhautbezirken „indirektes Sehen“. Das

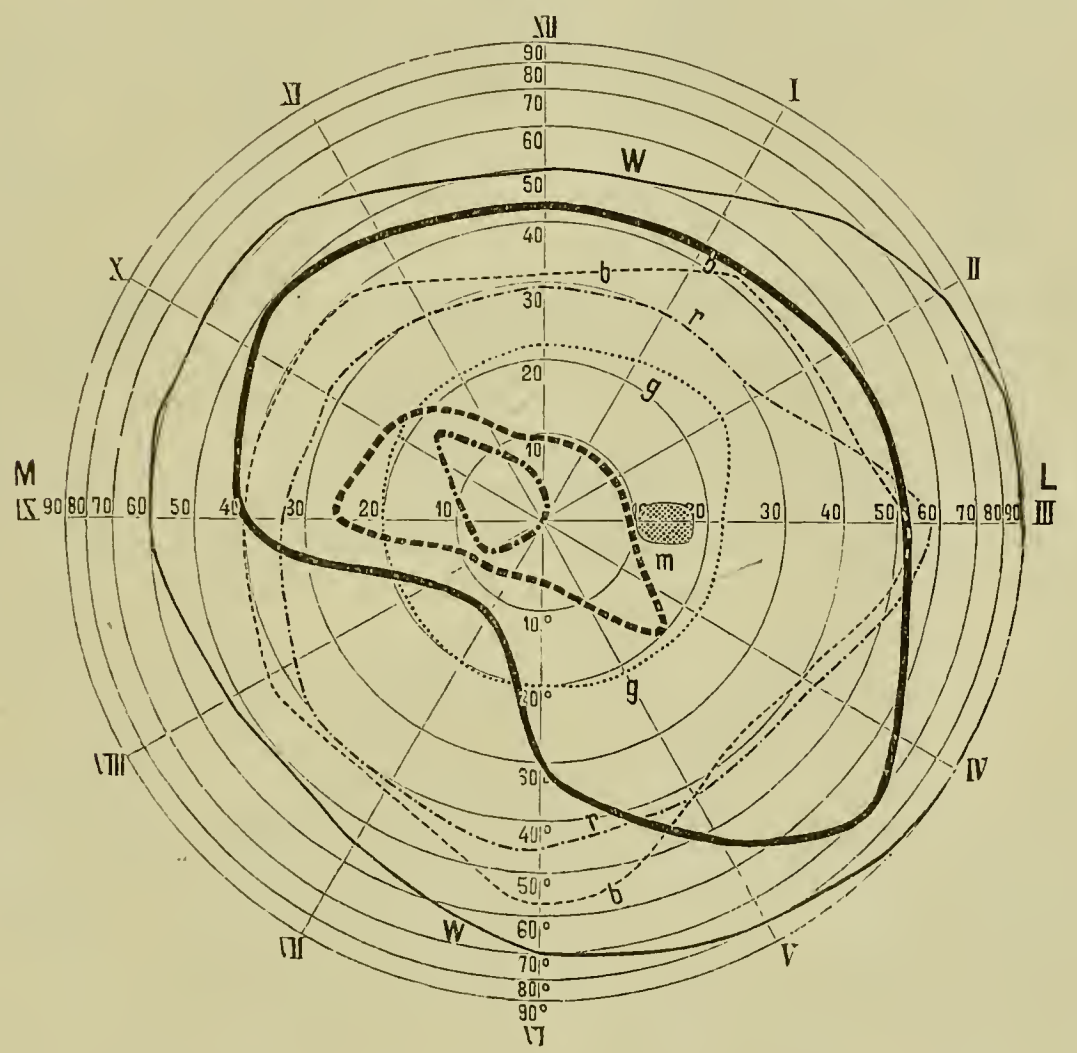
indirekte Sehen ist viel weniger scharf als das direkte. Doch ist die Peripherie der Netzhaut im hohen Grade befähigt, Bewegungen, Veränderungen oder Intermissionen der Lichteindrücke zu erkennen (*S. Exner*[107]).

Über die Unterschiede zwischen Netzhautcentrum und -Peripherie im dunkel adaptierten Auge s. § 311.

Prüfung der Sehschärfe für direktes Sehen.

Zur Prüfung der Sehsehärfe im direkten Sehen — entfernt man zwei feine, sehr dieht nebeneinander gezogene Linien stets mehr von dem Auge, bis beide in eine fast zu versehmelzen scheinen. Aus dem Abstande der beiden Linien voneinander und der Entfernung der Zeiehnung vom Auge bereehnet man die Größe des Netzhautbildehens oder auch des entspreehenden Sehwinkels, der im Mittel zwisehen 60—90 Sekunden gefunden worden

Fig. 243.



Perimetrischer Aufriß eines gesunden und eines kranken Auges.

ist (niedrigste Grenze 50—27 Sekunden). Über die Prüfung der Sehsehärfe mit Sehproben vgl. pag. 760.

Prüfung für indirektes Sehen: das Perimeter.

Perimetrie. — Zur Prüfung des indirekten Sehens dient das Perimeter von *Aubert* u. *Förster*[108] (1857). Das Auge befindet sieh einem Fixierpunkt gegenüber, von welehem aus ein Halbkreis so ausgeht, daß das Auge im Centrum desselben liegt. Da der Halbkreis im Fixierpunkt drehbar ist, so läßt sieh dureh Drehen desselben die Oberfläehe einer Halbkugel umsehreiben, in deren Centrum das Auge sieh befindet. Es werden nun, vom Fixierpunkt ausgehend, Objekte an dem Halbkreise immer weiter gegen die Peripherie des Gesichtsfeldes versehoben, bis das Objekt undeutlieh wird und ganz versehwindet. Diese Prüfung wird dureh entsprechende Stellung des Bogens der Reihe naeh für die versehiedenen Meridiane des Gesiehtsfeldes vorgenommen. — Je weiter vom Fixierpunkt nach dem Ende des Bogens man zwei Punkte nebeneinander anbringt, um so weiter muß man sie voneinander entfernen, damit sie nieht in einen versehmelzen. — Das Unterseheidungsvermögen für versehiedene Farben nimmt auf der Peripherie der Netzhaut sehneller ab als das für die Helligkeitsuntersehiede. Die Abnahme ist im vertikalen Meridian des Auges stärker als im horizontalen. *Aubert* u. *Förster*[108] fanden ferner die merkwürdige Tatsaehe, daß bei der Akkommodation für die Ferne die Abnahme der Unterseheidungsfähigkeit naeh der Peripherie sehneller erfolgt als beim Nahesehen. — Die Erregbarkeit der Netzhaut für Farben und Helligkeit ist höher an einem sehläfenwärts als an einem nasenwärts gleieh weit von

der Fovea centralis belegenen Punkte (*Schön*[109]). — Vollständige Farbenwahrnehmung ist nur in der Mitte des Gesichtsfeldes vorhanden. Um diese liegt eine mittlere Zone, in der allein Blau und Gelb wahrgenommen wird, Rot und Grün dagegen farblos erscheint. Jenseits dieser Zone liegt endlich ein peripherer Gürtel, in dessen Bereich totale Farbenblindheit herrscht (vgl. *Hess*[110], *Lampel*[111]).

Teilt man den Bogen des Perimeters vom Fixierpunkt (Mittelpunkt) ausgehend (Fig. 243) bis nach L und M in 90 Grade und zieht man eine Anzahl konzentrischer Kreise um den Fixierpunkt, so kann man leicht aus den Untersuchungen der Netzhaut ein topographisches Bild der Sehfähigkeit für das normale oder kranke Auge entwerfen. — Als Beispiel diene die Fig. 243. Die dick gezeichneten Linien beziehen sich auf ein krankes Auge, die entsprechenden zart gezogenen auf ein gesundes. Es entspricht die ausgezogene Linie der Grenze für die Wahrnehmung von Weiß; — die gestrichelte der von Blau; — die punktiert-gestrichelte der von Rot, — [m ist der blinde Fleck]. Für das normale Auge reicht die Grenze für die Wahrnehmung:

	für Weiß	Blau	Rot	Grün
nach außen	70—88°	65°	60°	40°
„ innen	50—60°	60°	50°	40°
„ oben	45—55°	45°	40°	30°—35°
„ unten	65—70°	60°	50°	35°

Heterologe Netzhautreize.

IV. Nur den Stäbchen und Zapfen kommt die „spezifische Energie“ zu, durch die Schwingungen des Lichtäthers in die Tätigkeit versetzt zu werden, welche wir Sehen nennen. Es können aber auch mechanische und elektrische Reizungen, im ganzen Verlauf des nervösen Apparates angebracht, Lichterscheinungen hervorbringen. Der mechanische Reiz ist eine intensivere Reizung als die Erregung durch die Lichtstrahlen, was sich daraus ergibt, daß bei Ausführung der dunklen Druckfigur bei geöffnetem Auge (§ 306. 5. *a*), wodurch die Circulation der Netzhaut gehindert wird, im Bereiche derselben das Sehen äußerer Objekte, von denen Lichtstrahlen gleichmäßig dauernd die Netzhaut treffen, nicht mehr stattfindet.

Blendung.

V. Sehr intensives, auf die Netzhaut fallendes Licht bewirkt „Blendung“ des Auges. Diese setzt sich zusammen aus einer optischen Störung: Herabsetzung der Sehschärfe (*Borschke*[112]) und einer schmerzhaften Empfindung, dem Blendungsschmerz. Der letztere beruht auf der heftigen Zusammenziehung der schmerzempfindlichen Iris, bei Lähmung der Iris durch Homatropin bleibt der Blendungsschmerz aus (*Nagel*[113]). Nach *Feilchenfeld*[114] dagegen liegt der Ausgangspunkt des Blendungsschmerzes in der Netzhaut, von der besondere Schmerzfasern ausgehen sollen. — Starke Blendung kann dauernde Schädigung und Blindheit bewirken infolge von Nekrose der Netzhautelemente.

Blendungsschmerz.

Schwellenwerte.

VI. Schwellenwerte. — Damit Licht, welches auf die Netzhaut fällt, überhaupt wahrgenommen wird, muß es eine gewisse Intensität besitzen: absolute oder generelle Schwelle. Der Wert derselben hängt aber im höchsten Maße von der Adaptation des Auges ab, vgl. pag. 786. (Über spezifische Schwelle s. pag. 787.) Außer durch die Intensität des Lichtes wird seine Wahrnehmbarkeit bedingt durch die Dauer der Einwirkungszeit und die räumliche Ausdehnung desselben. Innerhalb sehr niedriger Werte der Einwirkungszeit und der räumlichen Ausdehnung ist für den Schwellenwert maßgebend das Produkt aus Intensität und Einwirkungszeit, respektive aus Intensität und Flächengröße (*Bloch*[115], *Charpentier*[116], *Asher*[117]). Je länger die Dauer der Einwirkung oder je größer die räumliche Ausdehnung des Lichtes ist, um so geringer kann die Intensität desselben sein. — Als Unterschiedsschwelle bezeichnet man denjenigen Betrag, um welchen zwei qualitativ gleiche, nur in ihrer

Absolute Schwelle.

Unterschiedsschwelle.

Intensität verschiedene Lichter voneinander differieren müssen, um als verschieden erkannt zu werden. Nach *Fechner*[3] ist ein eben merklicher Unterschied immer dann vorhanden, wenn die Differenz zwischen stärkerem und schwächerem Licht einen bestimmten Bruchteil (ca. $^1/_{100}$) des Wertes übertrifft, unabhängig vom absoluten Werte beider Intensitäten (vgl. pag. 739). — Die Feinheit, mit der Differenzen der Wellenlänge zweier Lichter als Farbenunterschiede wahrgenommen werden, ist an zwei Stellen des Spektrums, im Gelb und im Blaugrün am größten (*Uhthoff*[118], *Brodhun*[119], *Green*[120], *Watson*[121], *Rayleigh*[122]). — Über zeitliche Unterscheidungsfähigkeit des Auges vgl. pag. 791. — Bewegte Objekte müssen bei direktem Sehen eine Winkelgeschwindigkeit von 1—2 Minuten in 1 Sekunde haben, um als bewegt zu erscheinen (*Aubert*[123]).

Durchsichtige Objekte innerhalb durchsichtiger heller Medien können noch erkannt werden, wenn der Brechungsindex beider um 0,04—0,05 voneinander abweicht.

Beeinflussung der Sinnestätigkeiten.

Urbantschitsch[124] fand, daß eine Reizung der Trigeminuszweige, zumal auch derjenigen, die zum Ohre verlaufen, eine Steigerung des Lichtsinnes der betreffenden Individuen bewirkt. Anblasen der Wange, der Nasenschleimhaut, elektrische Reizung, Tabakschnupfen, Riechen starker Düfte kann die Lichtempfindung vorübergehend steigern. Auch die Geschmacks- und Geruchsempfindung sowie die Sensibilität gewisser Hautbezirke kann so reflektorisch durch leichte Trigeminusreizung erhöht werden. Bei intensiven Affektionen des Ohres, wodurch Trigeminusfasern in starke Mitleidenschaft gezogen sind, können jene Sinnesfunktionen herabgesetzt sein. Lokale Besserung des Ohrleidens steigert dann oft wieder jene Sinnestätigkeiten. *Urbantschitsch* fand auch, daß subjektive Gesichtsempfindungen durch die mannigfachsten äußeren Einwirkungen (Töne, Hautreize usw.) beeinflußt werden, wobei außer persönlichen Verschiedenheiten gewöhnlich die Art des Einflusses und bei gleichartigen Reizeinwirkungen die Körperstelle, von der sie ausgehen, eine Fülle wechselnder Bilder darbieten.

309. Wahrnehmung der Farben.

Das Spektrum.

Physikalisches: — Das gewöhnliche weiße Licht z. B. der Sonne enthält Strahlen von sehr verschiedener Wellenlänge oder Schwingungszahl. (Zwischen der Wellenlänge λ, der Fortpflanzungsgeschwindigkeit c und der Schwingungszahl n besteht die Beziehung $c = n\lambda$; einer bestimmten Wellenlänge entspricht also eine bestimmte Schwingungszahl und umgekehrt.) Läßt man ein Bündel weißen Lichtes durch ein Prisma hindurchgehen, so werden die Strahlen von verschiedener Wellenlänge verschieden stark gebrochen und so das weiße Licht in das „prismatische Spektrum“ zerlegt [Fig. 12] (*Newton*, 1657). Auf die Netzhaut erregend wirken nur Strahlen von einer Wellenlänge zwischen etwa 800 $\mu\mu$ (ultrarot) und 400 $\mu\mu$ (ultraviolett) (1 $\mu\mu$ = 1 Milliontel Millimeter). Die Farbenempfindungen, welche den Strahlen verschiedener Wellenlänge entsprechen, sind nach *Helmholtz*[4]: Wellenlänge 686,8 $\mu\mu$ (*Fraunhofer*sche Linie *B*) = Rot; 656,3 (*C*) = Grenze von Rot und Orange; 589 (*D*) = Goldgelb; 527 (*E*) = Grün; 486 (*F*) = Cyanblau; 431 (*G*) = Grenze von Indigo und Violett. Die Empfindung der Farben hängt also ab von der Wellenlänge resp. Schwingungszahl des Lichtes, ähnlich wie die Höhe eines Tones von der Schwingungszahl des tönenden Körpers. (Die Schwingungsamplitude bedingt die Intensität des Lichtes, seine objektive Helligkeit, wie die Schwingungsamplitude eines tönenden Körpers die Stärke des Tones bedingt; doch hängt die subjektive Helligkeitsempfindung außerdem noch von anderen Momenten ab, s. § 311.)

Ultrarote und ultraviolette Strahlen.

Das Spektrum enthält auch noch jenseits von Rot und Violett Strahlen von größerer resp. kleinerer Wellenlänge, welche aber nicht auf das Auge wirken: jenseits von Rot die Wärmestrahlen, jenseits von Violett die chemisch wirksamen Strahlen. Der Grund für die Unsichtbarkeit der ultraroten und ultravioletten Strahlen liegt nur zum Teil darin, daß dieselben von den Augenmedien stark absorbiert werden (*Birch-Hirschfeld*[125]) und daher nicht bis zur Netzhaut gelangen; der hauptsächlichste Grund ist vielmehr der, daß die perzipierenden Netzhautelemente eben nur für Strahlen von bestimmter Wellenlänge erregbar sind. — Die ultravioletten Strahlen können dadurch sichtbar gemacht werden, daß sie in geeigneten Medien Fluorescenz erregen: beleuchtet man mit den ultravioletten Strahlen eine Lösung von schwefelsaurem Chinin, so sieht man nunmehr von derselben bläulich-weißes Licht ausgehen. Da nun die Augenmedien und die Netzhaut selbst die Erscheinung der Fluoreseenz zeigen (*v. Helmholtz*[4], *Setschenow*[126]), so wird dadurch die Sichtbarkeit der ultra-

Becquerel- und Röntgenstrahlen. violetten Strahlen begünstigt. — Die Sichtbarkeit der Becquerel- (Radium-) und Röntgenstrahlen kommt ebenfalls wesentlich durch Fluorescenz zustande; die Röntgenstrahlen bringen nur die Netzhaut zur Fluorescenz, die ultravioletten und Becquerelstrahlen auch die brechenden Medien des Auges (*Himstedt* u. *Nagel*[127]; vgl. *Birch-Hirschfeld*[125]).

Farbige Empfindungen werden hervorgerufen, sowohl wenn einfaches, homogenes Licht, als auch wenn ein Gemisch verschiedener einfacher Lichter in das Auge fällt. Es kann sogar genau dieselbe (subjektive) farbige Empfindung hervorgerufen werden einerseits durch ein bestimmtes einfaches Licht, andrerseits durch eine Mischung anderer einfacher Lichter, also durch objektiv ganz verschiedene Reize.

Einwirkung einfachen Lichtes. Einwirkung einfachen (homogenen) Lichtes. Fällt einfaches Licht, d. h. Licht von nur einer bestimmten Wellenlänge in das Auge, so haben wir eine farbige Empfindung, und zwar jeder Wellenlänge entsprechend eine andere, bestimmte Farbenempfindung (s. oben). Läßt man die Wellenlänge des in das Auge fallenden Lichtes sich allmählich von ca. 800 bis zu ca. 400 $\mu\mu$ ändern, so haben wir aufeinanderfolgend die Farbenempfindungen des Spektrums von rot bis violett. Durch einfaches Licht wird also, sofern es überhaupt wahrgenommen wird, im allgemeinen (genauer: nur bei helladaptiertem Auge und bei Betrachtung mit der centralen Partie der Netzhaut, vgl. § 311) immer eine farbige Empfindung, niemals eine farblose hervorgerufen.

Einwirkung gemischten Lichtes (aus Lichtern von verschiedener Wellenlänge zusammengesetzt).

Methoden der Farbenmischung. **Methoden der Farbenmischung.** — 1. Man entwirft zwei Sonnenspektra und lenkt die zu mischenden Farben beider so, daß sie sich auf einem Schirme decken. Soll dabei die Mischung von zwei oder mehr spektralen Lichtern quantitativ abstufbar sein, so sind besondere komplizierte Vorrichtungen nötig. — 2. Man läßt auf dem Farbenkreisel schnell Scheiben rotieren mit verschiedenfarbigen Sektoren. Bei schneller Drehung vermischen sich die Eindrücke der einzelnen Farben zu der Mischfarbe (pag. 790). — 3. Man blickt schräg durch eine senkrecht stehende Glastafel auf eine dahinter liegende Farbe. Eine andere liegt vor der Scheibe so, daß durch Reflexion ihr Bild ebenfalls in das Auge des Beobachters tritt. So gelangt in das Auge desselben gleichzeitig von der Tafel durchgelassenes Licht der einen und reflektiertes Licht der anderen Farbe. — 4. Man setzt vor die kleinen Löcher des Kartenblattes beim *Scheiner*schen Versuche (pag. 758, Fig. 229) je zwei verschiedene, farbige Gläser; die durch die Löcher hindurchgehenden farbigen Lichtstrahlen vereinigen sich auf dem Netzhautpunkte zur Erzeugung der Mischfarbe.

Gesetze der Farbenmischung. 1. Mischt man Licht von großer und von kleiner Wellenlänge, also vom roten und violetten Ende des Spektrums miteinander, so entsteht die Empfindung des Purpur. Diese Empfindung kann durch einfaches Licht überhaupt nicht hervorgerufen werden. Die verschiedenen Purpurtöne verbinden in allmählichem Übergang das reine Rot mit dem reinen Violett.

2. Mischt man zwei Lichter, deren Wellenlänge nicht so weit verschieden ist, wie rot und violett, die also innerhalb der beiden Enden des Spektrums liegen, miteinander, so entsteht eine Farbenempfindung, welche sich reproduzieren läßt durch ein zwischen den beiden Lichtern im Spektrum liegendes einfaches Licht, dem ein gewisses Quantum Weiß zugemischt ist. Es läßt sich also jeder beliebige Mischfarbeneindruck ebenfalls hervorrufen durch eine Spektralfarbe + Weiß. Je weniger Weiß die Farben enthalten, um so „gesättigter“ erscheinen sie; umgekehrt, je mehr Weiß sie enthalten, um so ungesättigter erscheinen sie. Je nach der Wahl und der Menge der gemischten Lichter kann der Farbeneindruck der Mischung mehr oder weniger gesättigt sein, — bei der Mischung gewisser Lichter in bestimmtem Verhältnis verschwindet endlich die Farbenempfindung vollständig und es entsteht die Empfindung von Weiß. Solche Farben, welche

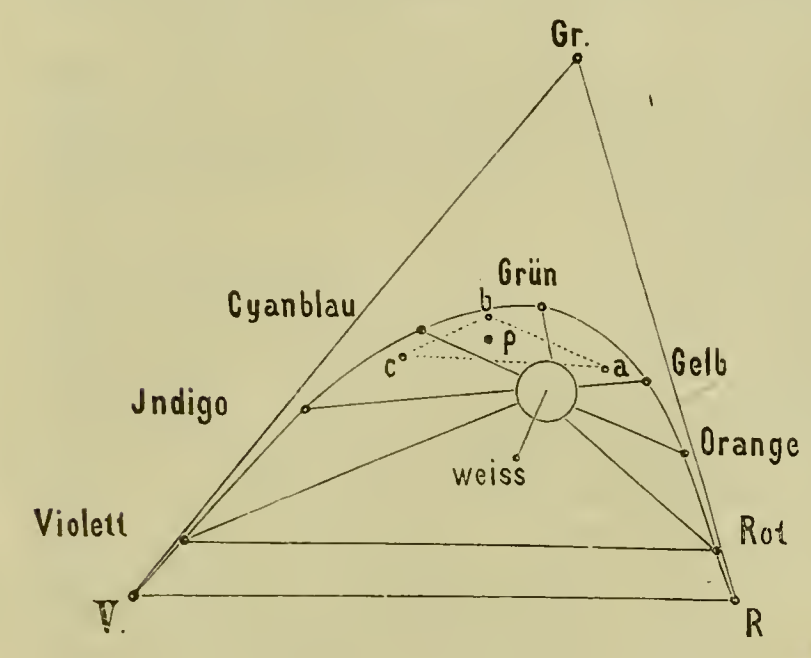
in einem bestimmten Verhältnis miteinander gemischt Weiß ergeben, nennt man „Komplementärfarben“. — Weiß entsteht auch, wenn sämtliche Lichter des Spektrums in dem Verhältnis, in welchem sie in unserem gewöhnlichen Licht, z. B. der Sonne, enthalten sind, miteinander gemischt werden.

Die geometrische Farbentafel.

Man kann die Tatsachen der Farbenmischung in übersichtlicher Weise zur Darstellung bringen durch die in Fig. 244 dargestellte „geometrische Farbentafel“.

In der Mitte befindet sich das Weiß und von hier bis zu jedem der Punkte in der Kurve, welche mit dem Namen der Farben bezeichnet sind, denke man sich jede Farbe in der Weise aufgetragen, daß vom Weiß aus zuerst der hellste Ton, dann stets gesättigtere Töne folgen, bis endlich in dem durch den Namen der Farbe bezeichneten Punkte der Kurve die reine gesättigte Spektralfarbe liegt. Zwischen Violett und Rot ist die Mischfarbe beider, nämlich Purpur, eingetragen. Will man nun die Mischfarbe zweier Spektralfarben nach dieser Farbentafel suchen, so verbinde man die Punkte dieser Farben durch eine gerade Linie; in die beiden, die Farben bezeichnenden Punkte der Kurve denke man sich ferner Gewichte eingelegt, welche der Intensität dieser Farben entspreehen: dann gibt die Lage des in der Verbindungslinie liegenden Sehwerpunktes beider den Ort der Mischfarbe in der Farbentafel an.

Fig. 244.



Geometrische Farbentafel.

Man ersieht aus der Farbentafel, daß die Mischung zweier Spektrallichter im allgemeinen einen Farbeneindruck gibt, der sich mit einer im Spektrum zwischen den beiden Farben gelegenen Farbe nieht völlig deckt, sondern sieh von derselben dureh eine geringere Sättigung unterscheidet. Denn da die Kurve, auf welcher die Spektralfarben aufgetragen sind, gekrümmt verläuft, so kann ein auf der Verbindungslinie zweier Punkte der Kurve gelegener Punkt nieht mit einem Punkte der Kurve zusammenfallen, sondern liegt immer mehr oder weniger weit nach dem Weißen zu. Nur in dem Teile ihres Verlaufes, welcher den Lichtern mit großer Wellenlänge entspricht (Rot bis Gelb; genau bis etwa 540 $\mu\mu$ Wellenlänge), ist die Kurve eine gerade Linie, d. h. also, daß eine Mischung von Lichtern bis zu dieser Wellenlänge einen Farbeneindruck gibt, der völlig dem Farbeneindruck eines dazwischen liegenden Lichtes mittlerer Wellenlänge gleich ist, auch hinsichtlich der Sättigung.

Bestimmung der Komplementärfarben.

Die zu einer Spektralfarbe gehörige Komplementärfarbe wird gefunden, wenn man von dem Punkte dieser Farbe durch Weiß hindureh eine Linie zieht, bis sie den gegenüberliegenden Rand der Farbentafel schneidet: der Sehnittpunkt gibt die Komplementärfarbe an. Man ersieht so, daß die folgenden Farben Komplementärfarben sind: Rot und Grünblau; Orange und Cyanblau; Gelb und Indigoblau; Grüngelb und Violett; Grün

hat als Komplementärfarbe Purpur (die Mischfarbe von Rot und Violett). Die Intensitäten, in denen zwei Komplementärfarben zu mischen sind, um Weiß zu ergeben, müssen natürlich wieder derartige sein, daß, wenn man sich dieselben als Gewichte in die Endpunkte der Verbindungslinie gelegt denkt, der Schwerpunkt in dem Punkte Weiß liegt.

Bestimmung der Mischfarben aus mehreren Farben.

Die Farbentafel gestattet auch die Auffindung der Mischfarbe zwischen drei und mehreren Farben. Es seien z. B. die durch die Punkte a (Blaßgelb), b (ziemlich gesättigtes Grünblau) und c (ziemlich gesättigtes Blau) gegebenen Farben zur Mischung bestimmt. Man lege in die drei Punkte Gewichte, die den Intensitäten derselben entsprechen, und suche den Schwerpunkt des Dreieckes $a\,b\,c$; derselbe liege bei p: dann ist die diesem Punkte entsprechende Farbe, weißlich Grünblau, die gesuchte Mischfarbe.

Einen Satz, welcher besagt, daß die Mischung zweier (oder mehr) einfacher Lichter im Auge denselben Eindruck hervorruft wie ein anderes einfaches Licht oder wie eine Mischung zweier (oder mehr) anderer Lichter, nennt man eine optische Gleichung.

Individuelle Verschiedenheiten der Farbenempfindungen.

In den Farbenempfindungen kommen individuelle Verschiedenheiten vor. Läßt man von verschiedenen Personen optische Gleichungen aufstellen, z. B. zwischen einem unzerlegten weißen Licht und der Mischung zweier komplementärer Farben, oder zwischen einem homogenen Gelb und einer Mischung aus Rot und Grün, so gilt die von einer Person aufgestellte Gleichung zuweilen nicht streng für eine andere; diese muß die Mischung in einem oder dem andern Sinne ändern, um denselben subjektiven Eindruck der Gleichheit zu haben. Die Mischung von Rot und Grün, welche dem einen denselben Eindruck macht wie das homogene Gelb, erscheint dem andern zu rötlich oder zu grünlich (*v. Frey* u. *v. Kries*[128]). Diese Unterschiede sind zurückzuführen auf eine individuell verschieden starke Gelbfärbung des Netzhautcentrums (Macula lutea). Die Lichtabsorption des Pigments des gelben Fleckes ist für langwellige Strahlen sehr gering, für gelbliches Grün schon bemerkbar und nimmt gegen das violette Ende des Spektrums hin stetig zu (*Hering*[129], *Sachs*[130]). Eine stärker pigmentierte Macula wird daher bewirken, daß aus einem Rotgrün-Gemisch dem Beobachter das Grün mehr durch die Absorption geschwächt wird als einem andern mit schwächer pigmentierter Macula; der erstere wird daher dem Gemisch mehr Grün zufügen müssen als der zweite. — Auf dieselbe Weise erklärt es sich, daß optische Gleichungen, die bei Fixierung mit dem Centrum der Netzhaut gültig sind, ungültig werden, wenn man sie mit peripheren Bezirken der Netzhaut betrachtet; im letzteren Falle fällt eben die Wirkung der Lichtabsorption durch die Macula fort. — Es kommen aber auch weit beträchtlichere Abweichungen vor, die durch die Verschiedenheit der Maculapigmentierung nicht erklärt werden können; vgl. § 310.

Kontrastfarben.

Von den Komplementärfarben sind zu unterscheiden die Kontrastfarben, welche den Komplementärfarben sehr nahe stehen. Es sind dies je zwei Farben, welche gemischt sich ergänzen zu dem gerade herrschenden hellen Ton der Beleuchtung: bei blauem Tageshimmel müssen die zwei Kontrastfarben also Bläulichweiß, bei heller Gasbeleuchtung müssen sie Gelbweiß geben, bei rein weißer Beleuchtung fallen natürlich Komplementärfarben und Kontrastfarben zusammen.

Die Erkennung des Eindruckes von Licht erfordert eine geringere Intensität der Einwirkung als die einer Farbe (vgl. pag. 787). Ist das farbige Objekt sehr klein, — ist es sehr schwach beleuchtet, — oder wirkt es nur sehr kurze Zeit ein, so empfinden wir es farblos. Die verschiedenen Farben zeigen hierin Abstufungen ihrer Wirkung; Rot liefert die ungünstigsten Bedingungen.

Bei einer stetig zunehmenden Belichtung werden die Farben weißlicher und verlieren mehr ihren spezifischen Charakter. Am leichtesten tritt dies bei Blau und Violett ein, erst bei viel höherer Intensität bei Gelb.

Schwarzempfindung.

3. Wird die Netzhaut überhaupt nicht von äußeren Reizen getroffen, so fehlt nicht etwa jede optische Empfindung, sondern wir haben die Empfindung Schwarz.

Gleichheit der subjektiven Empfindung bei objektiv verschiedenem Reiz.

Wie man aus der Farbentafel ersieht, kann die gleiche subjektive optische Empfindung durch objektiv ganz verschiedene Reize hervorgerufen werden. So entsteht die Empfindung Weiß in ganz der gleichen Weise bei Mischung sehr verschiedener spektraler Lichter (z. B. Rot und Grünblau; Orange und Cyanblau; Gelb und Indigoblau; Grüngelb und Violett usw.) in bestimmtem Verhältnis, ja sogar bei Mischung aller spektraler Lichter in dem Verhältnis, wie sie im gewöhnlichen farblosen Lichte vorkommen. Das Auge ist nicht imstande, zu unterscheiden, ob das ihm dargebotene Weiß auf die eine oder die andere Art zustande gekommen ist. Ebenso kann eine bestimmte farbige Empfindung (einem bestimmten Punkt der Farbentafel entsprechend) durch ganz verschiedenartige Mischung spektraler Lichter hervorgerufen werden, so entsteht z. B. ein weißliches Grün (auf der Farbentafel zwischen Grün und Weiß gelegen) sowohl durch Mischung von Violett und Grüngelb, wie durch Mischung von Rot und Grünblau, oder Cyanblau und Gelbgrün usw. Der entstehende farbige Eindruck ist auch hier in allen Fällen für unser Auge völlig gleich: wir sind nicht imstande, zu unterscheiden, ob der farbige Eindruck auf die eine oder die andere Art zustande gekommen ist. Unser Farbenempfinden ist also bei weitem nicht einer derartigen Verschiedenheit fähig wie die einwirkenden objektiven Reize. Das Auge unterscheidet sich in dieser Beziehung in sehr bemerkenswerter Weise vom Ohr: das Ohr verschmilzt verschiedene Töne zu einem Akkord, aber es vermag die einzelnen Töne daraus herauszuhören, für sich zu empfinden, — das Auge vermag die einzelnen spektralen Lichter aus einem Lichtgemisch nicht herauszusondern.

Charakteristisch für das normale Sehorgan ist es, daß jeder beliebige Farbeneindruck (wie man wiederum aus der Farbentafel ersieht) erhalten werden kann durch Mischung von drei Lichtern in bestimmtem Verhältnis: trichromatisches Sehen (vgl. § 310).

Zur Erklärung der Farbenwahrnehmung sind verschiedene Theorien aufgestellt worden, von denen hier nur die folgenden zu erwähnen sind:

Young-Helmholtzsche Theorie.

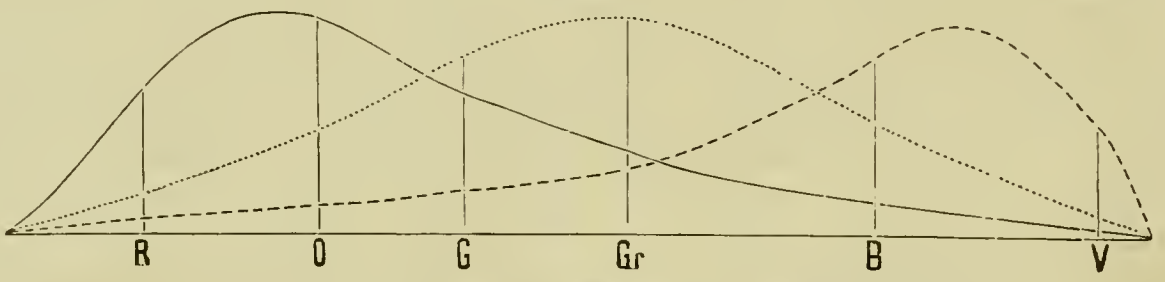
1. Die Theorie von *Thomas Young*[131] (1807) und *Hermann von Helmholtz*[132] (1852) nimmt auf Grund der Tatsache des trichromatischen Sehens (s. oben) in der Netzhaut drei verschiedene, den „Grundfarben“ entsprechende, terminale Netzhautelemente an: — Reizung der ersten Art bewirkt die Empfindung des Rot, — Reizung der zweiten die des Grün, — Reizung der dritten die des Violett.

Man denke sich um die Farbentafel Fig. 244, welche unten durch die Verbindung von Violett und Rot, die Purpurtöne, oben von der Kurve der Spektralfarben begrenzt wird, ein Dreieck *V Gr R* beschrieben, welches die Farbentafel völlig einschließt. Die Punkte *V, Gr, R* bezeichnen die drei „Grundfarben“ Violett, Grün, Rot, d. h. Farbenempfindungen in einer noch größeren Sättigung als die entsprechenden Farben des Spektrums (wie sie also als solche überhaupt nicht vorkommen). Man sieht dann, daß jeder Punkt der Farbentafel, also auch jede überhaupt vorkommende Farbenempfindung nach dem Prinzip der bei der Besprechung der Farbentafel erörterten Schwerpunktskonstruktion (pag. 779) dargestellt werden kann durch die verschiedene Intensität der drei „Grundfarben“ *V, Gr* und *R*. Es ergibt sich daraus, daß auch jede Spektralfarbe nicht etwa nur eine Art der angenommenen Netzhautelemente erregt (die Erregung dieser entspricht ja der „Grundfarbe“), sondern stets alle drei Arten von Netzhautelementen, aber in verschiedenem Grade, die

einen stark, die anderen schwach. Denken wir uns in Fig. 245 in horizontaler Richtung die Spektralfarben in ihrer natürlichen Reihenfolge aufgetragen (von Rot bis Violett), so können die drei durcheinander gezeichneten Kurven etwa die Erregungsstärke der drei Arten von Netzhautelementen darstellen: die ausgezogene Kurve die der rotempfindenden, die punktierte die der grünempfindenden und die gestrichelte die der violettempfindenden. — Das spektrale Rot erregt (der Grad der Erregung ausgedrückt durch die Ordinatenhöhen) stark die rotempfindenden, schwach die beiden anderen Arten der Netzhautelemente. Das spektrale Grün resp. Violett erregt stark die gleichnamigen Elemente, schwach die beiden anderen. Das spektrale Gelb erregt mäßig stark die rot- und grünempfindenden Elemente, schwächer die violettempfindenden. Das spektrale Blau erregt mäßig stark die grün- und violettempfindenden Elemente, schwach die rotempfindenden usw. Erregung aller Elemente in ziemlich gleicher Stärke bewirkt die Empfindung von Weiß.

Es ist für das Prinzip der Theorie nicht notwendig, gerade drei verschiedene terminale Netzhautelemente anzunehmen; der Grundgedanke

Fig. 245.



Schema für die *Young-Helmholtz*sche Farbentheorie.

derselben ist ganz allgemein nur der, daß jede überhaupt vorkommende Farbenempfindung sich auffassen läßt als entstanden durch verschiedene Beeinflussung von drei Vorgängen oder Tätigkeiten in der Netzhaut, ohne daß es nötig wäre, die Art dieser Vorgänge genauer zu bestimmen. In diesem Sinne hat *v. Kries* ganz allgemein von Komponenten des Sehorgans gesprochen: Dreikomponententheorie. — (Über die verschiedene Funktion der Stäbchen und Zapfen s. pag. 788.) — (Vgl. die Farbentheorie von *Schenck*.[133])

Herings Theorie.

2. *Ewald Hering*[134] geht bei der Erklärung der Sehempfindung von dem obersten Grundsatze aus: das, was uns als Gesichtsempfindung zum Bewußtsein kommt, ist der psychische Ausdruck für den Stoffwechsel in der Sehsubstanz (d. h. in derjenigen Nervenmasse, welche beim Sehen in Erregung versetzt wird). Die Substanz fällt wie jede andere Körpermaterie während der Tätigkeit dem Stoffwechsel, der Zersetzung, der „Dissimilierung“ anheim; späterhin in der Ruhe muß sie sich wieder ersetzen oder „assimilieren“. Zunächst für die Wahrnehmung von Weiß (hell) und Schwarz (dunkel) nimmt nun *Hering* zwei verschiedene Qualitäten des chemischen Vorganges in der Sehsubstanz an, so nämlich, daß der Empfindung des Weißen oder Hellen die Dissimilierung (Umsatz), der Empfindung des Schwarzen (Dunklen) die Assimilierung (Ersatz) der Sehsubstanz entspricht. Demgemäß entsprechen den verschiedenen Verhältnissen der Deutlichkeit oder Intensität, mit welcher jene beiden Empfindungen in den einzelnen Übergängen zwischen reinem Weiß und tiefstem Schwarz hervortreten, oder den Verhältnissen, in denen sie gemischt erscheinen (Grau), dieselben Verhältnisse der Intensitäten jener beiden psychophysischen Prozesse. Es sind also Verbrauch und Wiederersatz von Materie

in der Sehsubstanz die ursächlichen Prozesse der Weiß- und Schwarzempfindung. Der Verbrauch der Sehsubstanz bei der Weißempfindung geschieht durch die schwingenden Ätherwellen als auslösenden Reiz, der Grad der Helligkeitsempfindung ist proportional der Menge der verbrauchten Materie. Der Wiederersatz löst die Schwarzempfindung aus; je intensiver dieser erfolgt, um so tiefer ist die Schwarzempfindung. — Der Verbrauch der Sehsubstanz an einer Stelle ruft in der Nachbarschaft stärkeren Ersatz hervor. Beide Prozesse beeinflussen sich demgemäß gleichzeitig und nebeneinander. [So ist die Erscheinung des Kontrastes (s. pag. 792) physiologisch erklärt.]

Ganz analog werden nun für die Farbenwahrnehmung eine Empfindung eines Umsatzes (Dissimilierung) und eine der Anbildung (Assimilierung) angenommen; neben Weiß ist Rot und Gelb der Ausdruck der Umsetzung, hingegen Grün und Blau die Empfindung des Ersatzes; es ist also die Sehsubstanz in dreifach verschiedener Weise der chemischen Veränderung oder des Stoffwechsels fähig. So lassen sich die farbigen Kontrasterscheinungen, die komplementären Nachbilder erklären. — Die schwarzweiße Empfindung kann ferner mit allen Farben zugleich eintreten, sie tönt daher bei jeder Farbenempfindung als dunkel oder hell mit durch, daher wir denn auch absolut reine Farben nicht besitzen. — Es gibt also drei verschiedene Bestandteile der Sehsubstanz: die schwarzweiß (farblos) empfindende, die blaugelb und die rotgrün empfindende. Alle Strahlen des sichtbaren Spektrums wirken dissimilierend auf die schwarzweiße Substanz, aber die verschiedenen Strahlen in verschiedenem Grade. Auf die blaugelbe oder die rotgrüne Substanz dagegen wirken nur gewisse Strahlen dissimilierend, gewisse andere assimilierend und gewisse Strahlen gar nicht. Gemischtes Licht erscheint farblos, wenn es sowohl für die blaugelbe als auch für die rotgrüne Substanz ein gleich starkes Dissimilierungs- und Assimilierungs-Moment setzt, weil dann beide Momente sich gegenseitig aufheben und die Wirkung auf die schwarzweiße Substanz rein hervortritt. Zwei objektive Lichtarten, welche zusammen Weiß geben, sind also nicht als komplementäre, sondern als antagonistische Lichtarten zu bezeichnen, denn sie ergänzen sich nicht zu Weiß, sondern lassen dieses nur rein hervortreten, weil sie als Antagonisten gegenseitig ihre Wirkung unmöglich machen.

310. Die Störungen des Farbensinns.[135]

Der Farbensinn des Normalen ist dadurch charakterisiert, daß jede beliebige Farbenempfindung, sei sie nun durch ein homogenes Licht oder durch ein Gemisch verschiedener Lichter bedingt, in genau gleicher Weise hervorgerufen werden kann durch Mischung von drei Lichtern; man nennt daher das Sehen des Normalen ein trichromatisches. Die *Young-Helmholtz*sche Farbentheorie nimmt zur Erklärung dieser Tatsache drei Komponenten des Sehorgans an, deren verschiedene Beeinflussung die Farbenempfindungen bedingt; das normale Sehorgan kann danach als ein trichromatisches System bezeichnet werden. *Trichromatisches System.*

Es gibt nun Personen, deren Farbenempfindungen von denen des Normalen in charakteristischer Weise abweichen. Die Untersuchung dieser Farbensinnstörungen ist sowohl in theoretischer wie praktischer Beziehung von großer Bedeutung geworden. Man kann die folgenden Arten von Farbensinnstörungen unterscheiden:

1. Anomale trichromatische Systeme. — Wenn eine größere Zahl von Personen eine Mischung aus homogenem Rot (671 $\mu\mu$, der Lithiumlinie entsprechend) und homogenem Gelbgrün (536 $\mu\mu$, der Thalliumlinie entspreehend) herstellt, so daß das Gemisch einem homogenen Gelb (589 $\mu\mu$, der Natriumlinie entsprechend) gleich erscheint (*Rayleighs*[136] Gleichung), so ergibt sich für die große Mehrzahl eine weitgehende Übereinstimmung in dem Mengenverhältnis des roten und grünen Lichtes; geringe Unterschiede sind durch Differenzen der Maculafärbung (vgl. pag. 780) bedingt. Einige Personen dagegen weichen sehr erheblich *Anomale trichromatische Systeme.*

ab, indem sie entweder zu der Mischung weit mehr Rot (Protanomale) oder weit mehr Grün (Deuteroanomale) nehmen. Es handelt sich hierbei um eine anomale Beschaffenheit der vom Licht erregten Bestandteile des Sehorgans, und zwar besteht bei den Protanomalen eine Anomalie der Rotkomponente, bei den Deuteroanomalen eine solche der Grünkomponente.

Die anomalen Trichromaten zeigen außer ihrem abweichenden Verhalten beim Einstellen optischer Gleichungen, speziell der *Rayleigh*-Gleichung, auch noch andere Eigentümlichkeiten (*Nagel*[137]): sie haben eine Schwäche des Farbensinns, die sich dadurch zu erkennen gibt, daß sie eine geringere Unterschiedsempfindlichkeit für Änderungen der Wellenlänge besitzen, daß sie zur Erkennung von Farben ein größeres farbiges Feld und längere Zeit nötig haben als der Normale; endlich sind bei ihnen gewisse Kontrasterscheinungen stark gesteigert: Gelb, das an sich richtig erkannt wird, erscheint ihnen in der Nachbarschaft von Rot als Grün.

Dichromatische Systeme, partielle Farbenblindheit.

2. Dichromatische Systeme, partielle Farbenblindheit. — Eine von den drei Komponenten des normalen Sehorgans fehlt hier völlig; danach unterscheidet man: Protanopen (Fehlen der Rotkomponente, „Rotblinde"), — Deuteranopen (Fehlen der Grünkomponente, „Grünblinde"), — Tritanopen (Fehlen der Violettkomponente, „Violettblinde"). Tritanopen sind außerordentlich selten; meist handelt es sich bei ihnen nicht um eine angeborene Störung, sondern um eine Folgeerscheinung einer Augenerkrankung, z. B. der Netzhautablösung. Die überwiegende Zahl der Personen mit angeborener partieller Farbenblindheit sind Protanopen oder Deuteranopen.

Die Störungen der Farbenwahrnehmung bei der partiellen Farbenblindheit (bei Protanopen und Deuteranopen) sind nicht derartig, wie man sie nach den irreführenden, und daher besser zu vermeidenden Bezeichnungen „Rotblind" und „Grünblind" anzunehmen geneigt sein könnte; vor allem sind die Unterschiede zwischen Protanopen und Deuteranopen erst bei einer sehr eingehenden Untersuchung aufzufinden, in praktischer Hinsicht erscheinen vielmehr die Störungen der Farbenwahrnehmung bei beiden Gruppen im wesentlichen als gleichartig. Protanopen und Deuteranopen sehen eine Stelle im Spektrum farblos oder weiß, diese Stelle wird der neutrale Punkt genannt, er liegt zwischen 490 und 499 $\mu\mu$, da wo das normale Auge im Spektrum Blaugrün sieht. Die langwellige Hälfte des Spektrums (nach dem roten Ende zu) erscheint den partiell Farbenblinden (Protanopen und Deuteranopen) in einem Farbenton (etwa gelblich), der nur Verschiedenheiten der Helligkeit zeigt, die kurzwellige Hälfte des Spektrums in einem anderen Farbenton (etwa bläulich); zwischen diesen beiden Farben liegt eben der neutrale (farblose) Bezirk. Während der Normalsichtige also in dem langwelligen Teile des Spektrums die Farben: Rot, Orange, Gelb, Grün unterscheidet, sieht der partiell Farbenblinde hier durchweg nur denselben Farbenton, aber an den einzelnen Stellen in verschiedener Helligkeit. Für den Protanopen liegt das Maximum der Helligkeit bei 570 $\mu\mu$ (Grüngelb für den Normalen), für den Deuteranopen bei 600 $\mu\mu$ (Orange für den Normalen). Die Helligkeit nimmt von der Stelle des Maximums nach beiden Seiten hin ab; es müssen also zwei Stellen im Spektrum zu beiden Seiten des Maximums, die dem Normalen als Rot und Grün erscheinen, auf den partiell Farbenblinden völlig gleich wirken, da sie ihm im gleichen Farbenton und in gleicher Helligkeit erscheinen: Verwechslung zwischen Rot und Grün. Ändert man experimentell die Helligkeit an verschiedenen Stellen des langwelligen Abschnittes des Spektrums, so kann man natürlich auch andere Verwechslungen herbeiführen, z. B. zwischen Rot und Gelb oder zwischen Grün und Gelb.

Der Unterschied zwischen Protanopen und Deuteranopen ist darin begründet, daß dem Protanopen die Rotkomponente des normalen Sehorgans fehlt, daß er daher im Bereiche des Spektrums vom langwelligen Ende bis zum neutralen Punkte von langwelligem Lichte (Rot) weniger erregbar ist als von kürzerwelligem (Grün), während umgekehrt dem Deuteranopen die Grünkomponente fehlt, so daß er von kürzerwelligem Lichte weniger erregt wird als von langwelligem. Infolge dessen erscheint dem Protanopen das Spektrum am langwelligen (roten) Ende verkürzt; der Deuteranop sieht das Spektrum unverkürzt, aber an der Stelle des normalen Grüns eine breite neutrale farblose Zone. Die Stelle der größten Helligkeit liegt dem entsprechend beim Protanopen mehr nach Grün hin, beim Deuteranopen mehr nach Rot hin (s. oben). Läßt man einen partiell Farbenblinden zu einem spektralen Rot ein spektrales Gelb durch Änderung der Helligkeit des letzteren so einstellen, daß es ihm gleich erscheint, so wird der Protanop, dem das Rot sehr dunkel erscheint, ein viel dunkleres Gelb einstellen, als der Deuteranop. Läßt man umgekehrt zu spektralem Grün ein spektrales Gelb durch Änderung seiner Helligkeit einstellen, bis es gleich erscheint, so wird der Deuteranop, dem das Grün sehr dunkel erscheint, ein dunkleres Gelb einstellen als der Protanop.

Die Farbenblindheit, schon *Tuberville* (1684) und *Huddart* (1777) bekannt, wurde zuerst genauer von dem Physiker *Dalton*, der selbst rotblind war, beschrieben (1794); die Bezeichnung Farbenblindheit („Colour blindness") rührt von *Brewster* her.

Partielle Farbenblindheit kommt bei etwa 3 Prozent aller männlichen Personen vor, beim weiblichen Geschlecht dagegen nur äußerst selten. Die weiblichen Mitglieder einer mit Farbenblindheit belasteten Familie vererben, ohne selbst farbenblind zu sein, die Störung auf ihre Nachkommen.

Da im Eisenbahndienst und bei der Marine rote und grüne Lichter vielfach als Signale verwendet werden, so ist die Erkennung der Farbenblindheit (wie der anomalen Trichromasie) von der größten praktischen Bedeutung; nur absolut farbentüchtige Personen können in diesen Berufen Verwendung finden.

Prüfung auf Farbentüchtigkeit.

Methode der Untersuchung. — Die Diagnose der Farbensinnstörungen kann nicht darauf gegründet werden, ob die zu untersuchende Person die Farben gefärbter Objekte richtig benennt: der Farbenblinde, dem die verschiedenen Farben zwar im gleichen Farbenton, aber in verschiedener Helligkeit erscheinen, vermag daher die Eindrücke, die verschieden gefärbte Objekte auf ihn machen, doch eventuell zu unterscheiden und die Farben so zu benennen, wie er es von anderen gehört hat. — Die Untersuchung muß vielmehr darauf gerichtet sein, dem zu Untersuchenden zwei Farben darzubieten, die auf ihn ganz den gleichen Eindruck ausüben, die er also nicht zu unterscheiden vermag, während der Farbentüchtige sie als verschiedenfarbig empfindet. *Holmgren*[135] benutzte dazu Stickwolle in möglichst verschiedenen Farben und Nuancen; der zu Untersuchende muß zu einer gegebenen Probe die ihm gleich erscheinenden heraussuchen. *Stillings* pseudoisochromatische Tafeln enthalten Tüpfeln zweier verschiedener Farben, die nur von dem Normalen unterschieden werden können; die eine Farbe liefert den Untergrund, die Tüpfel der anderen Farbe bilden darauf eine bestimmte Zahl, die daher von dem Farbenuntüchtigen nicht gelesen werden kann. Die *Nagel*schen[135] Tafeln enthalten Ringe, die aus kleinen gleichgroßen farbigen Punkten zusammengesetzt sind, und zwar sind die Punkte entweder alle von derselben Farbe, aber von verschiedener Helligkeit: diese werden von den Farbenuntüchtigen leicht für verschiedenfarbig angesehen, oder sie bestehen aus verschiedenfarbigen Punkten, die von dem Farbenblinden für gleich gehalten werden. Die besten Resultate ergeben Apparate, mit denen man spektrale Lichter in verschiedenem Verhältnis mischen und mit andern vergleichen, also optische Gleichungen aufstellen kann; nur mit Hilfe solcher Apparate gelingt es auch, die verschiedenen Arten der Störungen des Farbensinns von einander zu unterscheiden.

Monochromatisches System, totale Farbenblindheit.

3. Monochromatisches System, totale Farbenblindheit. Es ist nur die Empfindung von hell und dunkel vorhanden, farbige Empfindungen fehlen überhaupt; ein farbiges Gemälde erscheint wie eine Photographie oder ein Stich. Im Spektrum erscheint die Stelle des Gelbgrün am hellsten, nach beiden Seiten hin erscheint es dunkler. Die totale Farbenblindheit ist außerordentlich selten, mit ihr finden sich stets verbunden: Nystagmus, Lichtscheu, hochgradige Schwachsichtigkeit, Herabsetzung besonders der centralen Sehschärfe, ev. centrales Skotom (vgl. pag. 789).

Durch Einwirkung intensiver Farben kann die Netzhaut vorübergehend für die einwirkende Farbe farbenblind gemacht werden. Anhaltender Blick in die dunkelrote, untergehende Sonne läßt Scharlach schwarz erscheinen (*Burch*[138]). Eine länger dauernde Fixierung einer mit Sonnenlicht beleuchteten weißen Fläche hebt für einige Minuten das Vermögen, Farben zu unterscheiden, namentlich für Rot und Grün auf (*Beck*[139]).

Bei sehr großer Kleinheit farbiger Objekte und bei kurzer Beleuchtung geht die Wahrnehmung für Rot am leichtesten verloren (*Aubert*[140], *Lamansky*[141]), es scheint daher, daß es zur Rotempfindung eines stärkeren Reizes bedarf. — Hierfür spricht auch die Beobachtung *Brückes*, daß sehr schnell intermittierendes weißes Licht grünlich empfunden wird, weil die kurze Dauer der Erregung die rotempfindenden Elemente der Netzhaut noch nicht zu reizen vermag.

Vergleichendes.

Vergleichendes. Nach den Untersuchungen von *Hess*[50] haben Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere ähnliche oder gleiche Sehqualitäten wie der normale Mensch, Fische und Wirbellose dagegen verhalten sich so, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnlich oder gleich denen des total farbenblinden Menschen sind.

311. Die Adaptation des Auges.[142]

Die Empfindungen, welche durch die Einwirkung des Lichtes auf die Netzhaut hervorgerufen werden, hängen nicht nur von den objektiven Eigenschaften des einwirkenden Lichtes ab (Schwingungszahl, Schwingungsamplitude), sondern werden außerdem in hervorragendem Maße beeinflußt von dem Zustande, in welchem sich das Auge in dem Zeitpunkte der Einwirkung befindet, der Stimmung oder Adaptation

des Auges. Dieser Zustand des Auges ist verschieden, je nachdem das
Hell- und Auge entweder eine Zeitlang dem Lichte ausgesetzt worden ist: Hell-
adaptation, oder andrerseits wenig oder gar nicht beleuchtet worden ist:
Dunkel-adaptation. Dunkeladaptation. Die wichtigsten Unterschiede im Verhalten des hell- und des dunkeladaptierten Auges sind die folgenden:

Seh-purpur. Objektive Erscheinungen[143]: — 1. Das Verhalten des Sehpurpurs. Die Außenglieder der Stäbchen (nicht der Zapfen) enthalten einen roten Farbstoff, den Sehpurpur, der sich im Dunkeln konservieren läßt, im Tageslicht aber ausbleicht (*Boll*[144], *Kühne*[145]); dabei tritt als Zwischenstufe das Sehgelb auf, das dann schließlich in Sehweiß übergeht (*Garten*[146]). Der Purpur wird nur gebildet, wenn die Stäbchenschicht das Pigmentepithel berührt; eine abgelöste, gebleichte Netzhaut kann den Purpur wieder regenerieren, wenn sie an eine lebende Pigmentepithelschicht gelagert wird. Der Sehpurpur ist löslich in Gallensäuren und gallensauren Salzen, widerstandsfähig gegen Kochsalz in beliebigen Konzentrationen, starke Oxydations- und Reduktionsmittel; dagegen wird er vernichtet durch die meisten Säuren und ätzenden Alkalien sowie durch Temperaturen über 52°. Durch Beleuchtung der Netzhaut lassen sich auf ihr wirkliche Bilder erzeugen, z. B. das Bild eines
Optogramm. Fensters (Optogramm); im fixierten Kaninchenauge mit Atropin-Mydriasis erzielten *Ewald* u. *Kühne*[147] von hellen, 24 *cm* entfernten Objekten scharfe Optogramme in $1^1/_4$—$1^1/_2$ Minuten; $4^0/_0$ige Alaunlösung fixiert das Bild. Nach *Stern*[148] gelingt die Fixierung des Sehpurpurs durch Platinchlorid. Die Bleichung des Sehpurpurs durch farbiges Licht untersuchte *Trendelenburg*[149]; am intensivsten wirkt ein Licht von 530 $\mu\mu$ Wellenlänge. Licht von kleinerer sowohl wie größerer Wellenlänge wirkt weniger stark: die „Bleichungswerte“ für die verschiedenen Lichter des Spektrums entsprechen dabei den „Dämmerungswerten“ derselben für das Dunkelauge (vgl. pag. 788).

Der Sehpurpur scheint bei allen Tieren vorzukommen, deren Netzhaut Stäbchen enthält; an den stäbchenarmen Netzhäuten des Hahns und der Taube ist mit den gewöhnlichen Methoden kein Sehpurpur nachzuweisen, ebenso fehlt der Sehpurpur in der Netzhaut der Schildkröten, die nur Zapfen enthält. Bei Cephalopoden fand *Hess*[150] einen dem Sehpurpur sehr ähnlichen, hochgradig lichtempfindlichen Farbstoff. Der Sehpurpur von Säugetieren, Vögeln und Amphibien verhält sich hinsichtlich der Lichtabsorption anders wie der der Fische (*Köttgen* u. *Abelsdorff*[151]).

Wanderung des Pigments. 2. Die Wanderung des Pigments. *Boll*[144] fand, daß im belichteten Auge die Farbstoffkörnchen des Pigmentepithels mehr zwischen die Außenglieder der Stäbchen und Zapfen der Netzhaut hineinwandern, um in der Dunkelheit sich wieder mehr zurückzuziehen in den äußeren Teil der Zellkörper des Pigmentepithels. Die Erscheinung ist bisher nur bei Arthropoden, Cephalopoden, Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln beobachtet worden, nicht bei Säugetieren und dem Menschen.

Bewegung der Zapfen. 3. Die Bewegung der Zapfen. Unter der Einwirkung des Lichtes verkürzen sich die Innenglieder der Zapfen und verlängern sich im Dunkeln. Die Reaktion ist bei allen untersuchten Tierarten gefunden, auch in der menschlichen Netzhaut läßt sie sich nachweisen. Die Wirkung ist stets doppelseitig, auch wenn nur ein Auge belichtet war (bestritten von *Fujita*[152]), aber nach Zerstörung des Gehirns bleibt der Erfolg einseitig beschränkt. Strychnintetanus, thermische, chemische oder elektrische Reize wirken dem Lichte ähnlich (vgl. *Herzog*[153]). Es werden daher im N. opticus neben den lichtperzipierenden auch bewegende (retinomotorische) Fasern angenommen (*van Genderen Stort*[154], *Engelmann*[155], *Nahmmacher*[156], § 260). Auch an den Ganglien (*Heger* u. *Pergens*[157], *Birch-Hirschfeld*[158], *Perlet*[159]), ferner an den Stäbchenaußen- (*Angelucci*[160]) und Innengliedern beobachtet man Veränderungen resp. Bewegungserscheinungen, wobei auch die äußeren Körner ihre Gestalt ändern. Auch die im Dunkeln freipräparierte Froschnetzhaut zeigt bei Belichtung Zapfencontraction (*Dittler*[161]).

4. Über die elektrischen Erscheinungen am Auge in der Ruhe und bei Belichtung vgl. pag. 589.

Empfindlichkeit für Licht. Subjektive Erscheinungen. — Das dunkeladaptierte Auge zeigt eine größere Empfindlichkeit für Licht als das helladaptierte: sehr schwaches Licht, welches bei Helladaptation überhaupt nicht wahrgenommen wird, wird sichtbar bei Dunkeladaptation; mittleres Licht erscheint dem dunkeladaptierten Auge heller als dem helladaptierten. Die Reizschwelle (vgl. pag. 776) ist also für das Dunkelauge herabgesetzt. Die Steigerung der Empfindlichkeit kann dabei eine sehr hohe sein; nach *Piper*[162] beträgt die maximal gesteigerte Empfindlichkeit das 1418—8393fache der Anfangs-

empfindlichkeit (Adaptationsbreite). Für farbiges Licht ist die Steigerung der Empfindlichkeit am geringsten für rot, am größten für blau (*Charpentier*[163]); nach anderen (*Parinaud*[164], *v. Kries*[165]) besteht für rot überhaupt keine Steigerung. *Adaptationsbreite.*

Die Steigerung der Empfindlichkeit für farbloses wie farbiges Licht ist in der Peripherie der Netzhaut des Dunkelauges viel größer als im Centrum; im Centrum soll nach *Parinaud*[164], *v. Kries*[165] u. a. überhaupt keine Steigerung der Empfindlichkeit stattfinden, nach *Charpentier*[163], *Fick*[166], *Treitel*[167], *Tschermak*[168], *Wölfflin*[169] ist auch im Centrum eine Empfindlichkeitssteigerung vorhanden; aber dieselbe ist wesentlich geringer als in der Peripherie.

Die Zunahme der Empfindlichkeit erfolgt im Beginne des Dunkelaufenthalts sehr schnell, dann immer langsamer. Nach einstündigem Lichtabschluß ist die maximale Empfindlichkeit noch nicht erreicht, sie konnte vielmehr durch achtstündige Adaptationszeit noch um die Hälfte bis das Doppelte gesteigert werden (*Piper*[162]).

Durch den Unterschied der Empfindlichkeitssteigerung in der Peripherie und im Centrum der Netzhaut des Dunkelauges erklärt sich die Tatsache, daß ein vom Dunkelauge mit den peripheren Teilen deutlich gesehener Lichtpunkt beim Zuwenden des Blicks, also beim Sehen mit dem Centrum verschwindet.

Läßt man die Intensität eines farbigen Lichtes von sehr geringer Stärke an allmählich wachsen, so entsteht im dunkeladaptierten Auge zunächst bei einer bestimmten Intensität eine farblose Helligkeitsempfindung (absolute Schwelle); bei weiterer Steigerung bleibt die Empfindung zunächst noch farblos (farbloses Intervall); endlich bei einer noch höheren Intensität tritt die Farbenempfindung ein (spezifische Schwelle). Geht man von Hell- zu Dunkeladaptation über, so wird die absolute Schwelle mit zunehmender Dunkeladaptation immer mehr herabgesetzt, die spezifische Schwelle dagegen bleibt ebenso hoch, wie die Reizschwelle im helladaptierten Auge überhaupt gelegen ist. — Das Sehen bei Dunkeladaptation und so geringen Lichtstärken, daß noch keine Farbenunterscheidung möglich ist, bezeichnet *v. Kries*[165] als Dämmerungssehen, das Sehen bei Helladaptation und relativ hohen Lichtstärken als Tagessehen. *Absolute Schwelle.* *Farbloses Intervall.* *Spezifische Schwelle.* *Dämmerungs- und Tagessehen.*

Das farblose Intervall ist am kleinsten für rotes, am größten für blaues Licht (*Charpentier*[163], *Hering*[170], *Koster*[171], *Tschermak*[168]); nach anderen Beobachtern soll dagegen für rotes Licht ein farbloses Intervall überhaupt nicht bestehen (*Parinaud*[164], *König*[172]).

Für die Erscheinung des farblosen Intervalls bestehen ebenfalls (wie für die Lichtempfindlichkeit überhaupt, s. oben) Unterschiede zwischen der Peripherie und dem Centrum der Netzhaut: im Centrum ist das farblose Intervall jedenfalls viel kleiner als in der Peripherie; nach andern Beobachtern soll es im Centrum sogar überhaupt fehlen.

Beim Übergang von Hell- zu Dunkeladaptation erfährt die relative Helligkeit verschiedenfarbiger Lichter eine sehr bemerkenswerte Änderung: Licht von größerer Wellenlänge (z. B. rot) wird relativ dunkler, Licht von kürzerer Wellenlänge (z. B. blau) wird relativ heller. Ein Rot und Blau z. B., von denen bei Beleuchtung das Rot heller erscheint als das Blau, verändern ihre Helligkeit bei starker Verringerung der Beleuchtung in der Weise, daß nunmehr das Rot dunkler, schließlich sogar schwarz erscheint, das Blau dagegen heller, schließlich hellgrau wird („*Purkinje*sches Phänomen"). *Hering*[170] zeigte, daß die Erscheinung nicht durch den Wechsel der Intensität der Beleuchtung an sich hervorgerufen wird, sondern durch den veränderten Adaptationszustand des Auges. *Purkinjesches Phänomen.*

Das *Purkinje*sche Phänomen ist im Centrum der Netzhaut in viel geringerem Grade vorhanden als auf der Peripherie (*Hering*[170], *Tschermak*[168]), nach *Parinaud*[164] und *v. Kries*[165] fehlt es im Centrum.

Maximum der Helligkeit im Spektrum.

Im Spektrum, z. B. des Sonnenlichtes, scheint dem helladaptierten Auge die größte subjektive Helligkeit das Gelb (etwa um die Linie D) zu haben. Wird dasselbe Spektrum bei Dunkeladaptation und sehr schwacher Beleuchtung betrachtet, so erscheint es (unterhalb einer gewissen Intensität der Beleuchtung, unterhalb der spezifischen Schwelle, vgl. pag. 787) farblos; die langwelligen Abschnitte des Spektrums erscheinen jetzt dunkler, die kurzwelligen heller: das Maximum der subjektiven Helligkeit ist nach dem Gelbgrün hin verschoben (*Kühne*[173], *Hering*[170], *König*[172]).

Die Helligkeitsverteilung im Spektrum für den Totalfarbenblinden (pag. 785) stimmt im wesentlichen überein mit der Helligkeitsverteilung im Spektrum für das absolut dunkeladaptierte, farblossehende Auge (*Hering*[170]).

Auch das helladaptierte Auge kann das Spektrum farblos sehen, nämlich in stark indirektem Sehen (vgl. pag. 776). Die Werte für die Helligkeit der einzelnen Strahlen unter diesen Bedingungen („Peripheriewerte", *v. Kries*[165]) entsprechen aber der Helligkeitsverteilung in dem vom helladaptierten Auge central farbig gesehenen Spektrum, — weichen mithin ab von der Helligkeitsverteilung in dem vom dunkeladaptierten Auge farblos gesehenen Spektrum („Dämmerungswerte", *v. Kries*[165]).

Peripherie- und Dämmerungswerte.

Himstedt u. *Nagel*[174] fanden, daß die Augen von Fröschen, die im Dunkeln gehalten worden waren, bei Belichtung stärkere Aktionsströme (vgl. pag. 589) gaben als die von Hellfröschen. Das Maximum der Wirkung, an den Aktionsströmen gemessen, lag bei Dunkelfröschen im Gelbgrün, bei Hellfröschen im Gelb, also entsprechend den Helligkeitswerten des Spektrums für das helladaptierte und dunkeladaptierte menschliche Auge.

Optische Gleichungen (z. B. Mischung von Rotgrün = Blaugelb, oder Blaugelb = Gelbgrünviolett usw., vgl. pag. 780), welche bei helladaptiertem Auge gültig sind, werden bei Dunkeladaptation ungültig: die erstgenannte Hälfte wird heller, und zwar in weit höherem Maße in der Peripherie der Netzhaut als im Centrum (*Tschermak*[168]). Nach *v. Kries*[165] ist jedoch die Gültigkeit der farblosen Gleichung: Rot + Grün = Gelb + Blau für das Centrum der Netzhaut vom Adaptationszustande unabhängig.

Erklärung der Adaptationserscheinungen.

Zur Erklärung der bei Hell- und Dunkeladaptation beobachteten Erscheinungen nimmt *v. Kries*[165] an, daß zwei verschiedene Bestandteile des Sehorgans vorhanden sind, von denen der eine in bezug auf seine Leistungsfähigkeit starken, jedoch nur quantitativen Veränderungen unterworfen ist. Und zwar nimmt er im Anschluß an einen zuerst von *M. Schultze*[175] (1866) ausgesprochenen Gedanken an, daß die Stäbchen als die Träger des Dämmerungssehens, die Zapfen als die Träger des Tagessehens aufzufassen sind: „Duplizitätstheorie". Danach wird den Stäbchen die Eigenschaft zugeschrieben, sehr starke Adaptationsveränderungen durchlaufen zu können, dabei nur farblose Helligkeitsempfindungen hervorzurufen, endlich von den verschiedenen Lichtern in eben denjenigen Verhältnissen affiziert zu werden, wie es der beim Dämmerungssehen stattfindenden Helligkeitsverteilung im Spektrum entspricht (vgl. oben). Die Zapfen dagegen sind zu denken als relativ wenig adaptationsfähig, im Centrum und seiner näheren Umgebung farbentüchtig, durchweg aber von solcher Beschaffenheit, daß auch die langwelligen Lichter relativ stark auf sie einwirken. — Da ferner bei Dunkeladaptation sich der Sehpurpur in den Stäbchen ansammelt, bei Helladaptation zerstört wird, und da ferner die „Bleichungswerte" des Sehpurpurs mit den „Dämmerungswerten" sehr nahe übereinstimmen (*Trendelenburg*[149], vgl. pag. 786), so vermutet *v. Kries*, daß die physiologische Wirkung des Lichtes auf die Stäbchen in irgend einer Weise mit der chemischen Zersetzung

Duplizitätstheorie.

des Sehpurpurs zusammenhängt, und daß die enorme Steigerung der Erregbarkeit der Stäbchen bei Dunkeladaptation auf der Zunahme ihres Gehaltes an Sehpurpur beruht. — Da die Stäbchen in der Fovea centralis fehlen, so erklärt sich daraus die Verschiedenheit im Verhalten des Netzhautcentrums und der Peripherie bei Dunkeladaptation.

Totale Farbenblindheit.

Das Sehen bei angeborener totaler Farbenblindheit (pag. 785) zeigt vollständige Übereinstimmung mit dem Sehen des normalen Sehorgans unter den Bedingungen des Dämmerungssehens. *v. Kries*[165] nimmt daher an, daß bei totaler Farbenblindheit ein vollständiger Funktionsausfall der Zapfen besteht, und daß die mit dieser Anomalie behafteten Personen allein auf das Sehen mit den Dämmerungsorganen, den Stäbchen, beschränkt sind. Danach müßte man in diesen Fällen entsprechend dem stäbchenfreien Bezirk des normalen Auges einen kleinen, überhaupt funktionsunfähigen Bezirk, ein centrales Skotom, erwarten. Ein solches wurde von einigen Autoren in der Tat beobachtet (*Uhthoff*[176], *Nagel*[177]); von anderen (*Hess* u. *Hering*[178], *Gertz*[179]) aber vermißt.

Hemeralopie.

Eine auffällige Verschlechterung des Sehens bei schwacher Beleuchtung wird als Hemeralopie oder Naehtblindheit bezeichnet; nach *v. Kries*[180] beruht sie auf einer ausschließlichen oder doch wenigstens vorwiegenden Schädigung des Stäbchenapparates des Auges.

312. Zeitlicher Verlauf der Retinaerregung.[181]

Positive und negative Nachbilder. Irradiation. Kontrast.

Verlauf der Erregung.

Wie bei Reizung eines jeden nervösen Apparates, so verfließt auch nach dem Einfall der Strahlen in das Auge eine gewisse, wenn auch sehr kurze Zeit, bis die Lichtwirkung hervortritt, sei es in Form der bewußten Empfindung, sei es in Form der Reflexauslösung auf die Iris. Die Erregung durch das Licht tritt aber nicht sofort mit ganzer Stärke ein, sondern sie wächst allmählich an. So kommt es, daß ein länger anhaltendes, schwächeres Licht ebenso hell erscheinen kann, wie ein kurz dauerndes intensives. — Dauert die Lichteinwirkung längere Zeit in objektiv gleicher Stärke an, so erfährt die subjektive Empfindung, nachdem sie den Kulminationspunkt erreicht hat, bald wieder eine Abnahme, die anfangs schneller, dann sukzessiv langsamer verläuft.

Nachbilder.

Wird die Lichterregung der Netzhaut, nachdem sie eine Zeit hindurch eingewirkt hat, plötzlich entfernt, so verharrt die Netzhaut noch eine Zeitlang in erregtem Zustande, und zwar um so intensiver und andauernder, je stärker und länger der Lichtreiz einwirkte und je reizbarer die Netzhaut ist. So bleibt nach einer jeden Gesichtswahrnehmung, namentlich wenn dieselbe recht hell und scharf hervortrat, ein sogenanntes „Nachbild“ — zurück. Wir unterscheiden zunächst das „positive Nachbild“ —, welches dadurch charakterisiert ist, daß dasselbe in gleichartiger Helligkeit und gleichartiger Farbe verharrt.

Positive Nachbilder.

Versuche und Apparate für die positiven Nachbilder.

Thaumatrop.

Stroboskop.

Versuche und Apparate für positive Nachbilder: — 1. Das Erscheinen eines feurigen Reifens bei schneller Rotation einer glühenden Kohle. — 2. Das Thaumatrop von *Paris*[182]: eine Papptafel enthält z. B. auf der einen Seite das Bild einer Torso-Statue, auf der anderen Fläche den an entsprechenden Stellen hingezeichneten Entwurf der fehlenden Teile. Läßt man die Tafel so rotieren, daß sie schnell wechselnd die Flächen dem Beobachter zukehrt, so erscheint die Statue wie unverstümmelt. — 3. Das Phänakistoskop (*Plateau*[183]) oder die stroboskopischen Scheiben (*Stampffer*[184]). Auf einer Scheibe oder einem Cylinder befinden sich der Reihe nach Objekte so gezeichnet, daß die Zeichnungen hintereinander einzelne Momente einer fortgesetzten Bewegung darstellen. Bei schneller Rotation sieht man je durch eine Öffnung die vor dem Auge vorbeibewegten Phasenbilder so, daß das eine das vorhergehende schnell ablöst. Da der Eindruck jedes Bildes so lange anhält, bis der folgende an seine Stelle tritt, so hat es den Anschein, als mache eine und dieselbe Figur die Bewegungsphasen hintereinander kontinuierlich durch. Das Werkzeug, auch in der Form des „Schnellsehers“ von *Anschütz* verbreitet — (eine

klassische Vollkommenheit verlieh demselben *Edison* in dem Kinematograph oder Kinetoskop) — ist übrigens nicht, wie allgemein angenommen wird, 1832 von den beiden oben erwähnten Forschern erfunden; nach *Landois* ist es schon 1550 von *Cardanus* beschrieben worden. — 4. Der Farbenkreisel enthält in den Sektoren seiner Scheibenfläche die zu mischenden Farben eingetragen. Da die Farbe des Sektors für die ganze Dauer der Umdrehung eine Erregung der Netzhaut zurückläßt, so müssen alle Farben gleichzeitig, also als Mischfarbe zur Perzeption kommen.

Kinetoskop.

Der Farbenkreisel.

Negative Nachbilder.

Mitunter, besonders wenn die Erregung der Netzhaut eine längere und intensivere war, entsteht statt des positiven Nachbildes das „negative“ —, welches dadurch charakterisiert ist, daß die hellen Partien des Objektes dunkel im Nachbilde erscheinen — und die farbigen Partien in der entsprechenden Kontrastfarbe (pag. 780).

Beispiele.

Beispiele negativer Nachbilder: — Nach einem längeren Blick auf ein grell beleuchtetes weißes Fenster hat man, bei nunmehr geschlossenen Augen, den Eindruck eines hellen Fensterkreuzes mit dunklen Scheiben. — Negative farbige Nachbilder zeigt sehr schön *Nörrenbergs* Apparat: man blickt längere Zeit unverwandt auf eine farbige Fläche, z. B. eine gelbe Papptafel, in deren Mitte ein kleines blaues Quadrat geklebt ist. Plötzlich fällt ein weißer Schirm vor der Tafel nieder: man sieht nun die weiße Fläche bläulich mit einem gelblichen Vierecke in der Mitte.

Erklärung der negativen Nachbilder.

Zur Erklärung der dunklen negativen Nachbilder wird angenommen, daß die Netzhautelemente durch das Licht so ermüdet werden, daß dieselben eine Zeitlang weniger erregbar sind, so daß in den betreffenden Netzhautbezirken das Licht nur schwach wahrgenommen werden kann, also Dunkelheit herrsehen muß. *Hering* erklärt die dunklen Nachbilder als entstanden durch den Assimilierungsprozeß der schwarzweißen Sehsubstanz (pag. 782).

Zur Erklärung der farbigen Nachbilder nimmt die *Young-Helmholtz*sche Theorie an, daß unter der Einwirkung der Farbe, z. B. Rot, die für diese bestimmten Netzhautelemente erlahmen. Wird nun plötzlich auf Weiß gesehen, so erscheint diese Mischung aller Farben weiß minus rot, d. h. grün (in der Kontrastfarbe, die bei hellem Tageslicht der komplementären sehr nahe liegt). Nach *Hering* erklärt sich das Kontrastfarbennachbild durch die Assimilierung der betreffenden farbigen Sehsubstanz, also in unserem Falle der „rotgrünen“ (pag. 783).

Wechsel positiver und negativer Nachbilder.

„Abklingen“ derselben.

Nicht selten wechseln nach intensiver Netzhauterregung positive und negative Nachbilder miteinander ab, bis sie ganz allmählich zerrinnen. Diese Erscheinung wird auch „Abklingen“ — der Nachbilder genannt. So erscheinen nach einem Blick in die dunkelrote. untergehende Sonne rote und grüne Scheiben abwechselnd.

Einwirkung sehr kurz dauernder Lichtreize.

Eingehender untersucht sind die Erscheinungen, welche sich bei der Einwirkung sehr kurz dauernder Lichtreize auf die Netzhaut ergeben (*Charpentier*[185], *Bidwell*[186], *Hess*[187], *v. Kries*[188], *Hamaker*[189] u. a.). Man verfährt dabei meistens so, daß man einen Lichtpunkt bei fixiertem Auge durch das Gesichtsfeld mit bekannter Geschwindigkeit hindurchgleiten läßt: jede einzelne Netzhautstelle wird dann nur eine bestimmte kurze Zeit hindurch von dem Lichtreiz getroffen. Man beobachtet dabei hintereinander: 1. das primäre Bild (Erregungsnachdauer) in derselben Farbe, die das betreffende Bild bei dauernder Einwirkung zeigt, aber mehr oder weniger (je nach der Geschwindigkeit) in die Länge gezogen. 2. ein dunkles Intervall. 3. das sekundäre Bild, zum Vorbilde komplementär gefärbt. Es erregt den Eindruck eines hinter dem leuchtenden Objekt in bestimmtem Abstande herlaufenden zweiten Objekts (daher die Bezeichnungen: recurrent vision, nachlaufendes Bild, ghost, Satellit). 4. ein zweites dunkles Intervall. 5. das tertiäre Bild, farblos oder dem primären schwach gleich gefärbt. 6. eine nochmalige Verdunklung.

Je nach der Stärke des einwirkenden Lichtes kann das tertiäre und auch das sekundäre Bild fehlen; ebenso können unter Umständen die Dunkelintervalle fehlen.

Nach *v. Kries*[188] fehlt das sekundäre Bild im Netzhautcentrum vollständig.

Zur Erklärung der Erscheinungen nehmen *v. Kries*[188] und *Hamaker*[189] an, daß sich dabei Reaktionen von seiten des Tagesapparates (Zapfen) und des Dämmerungsapparates (Stäbchen) vereinen. Die Zapfen reagieren auf eine kurz dauernde Reizung mit zwei gleichsinnigen Erregungen (primäres und tertiäres Bild), die durch eine Phase eines gegensinnigen Zustandes getrennt sind, die Stäbchen dagegen mit einer dreimaligen Helligkeitsempfindung.

Intermittierende Netzhautreizung.

Als intermittierende Netzhautreizung bezeichnet man ein Verfahren, bei welchem in schnellem Wechsel entweder Licht und Dunkel, oder Licht verschiedener Farbe auf die Netzhaut einwirkt. Man benutzt für diese Untersuchungen rotierende Scheiben mit weißen und schwarzen oder verschieden gefärbten Sektoren, deren Umdrehungsgeschwindigkeit man variieren kann. Bei einer bestimmten Umdrehungsgeschwindigkeit, der „Verschmelzungsfrequenz", tritt dabei eine vollkommen stetige Empfindung ein, und zwar ist die Empfindung dieselbe, wie wenn die Wirkung des Lichtes gleichmäßig auf die gesamte Zeit der Einwirkung verteilt wäre: *Talbot*sches Gesetz[190] (vgl. *Marbe*[191], *Martius*[192]).

Talbotsches Gesetz.

Bleibt die Umdrehungsgeschwindigkeit unterhalb der Verschmelzungsfrequenz, so tritt Diskontinuität der Empfindung ein, und zwar zunächst in Gestalt einer eigentümlichen charakteristischen Empfindung, die als „Flimmern" bezeichnet wird.

Die Verschmelzungsfrequenz ist von sehr vielen Umständen abhängig. Mit zunehmender Stärke des Lichtes steigt auch die Verschmelzungsfrequenz. Ähnlich wie Steigerung der Lichtintensität wirkt zunehmende Dunkeladaptation infolge der wachsenden Empfindlichkeit: mit zunehmender Dunkeladaptation steigt also die Verschmelzungsfrequenz. Dies gilt jedoch nur bei Beobachtung so schwacher Lichter, daß dieselben noch farblos erscheinen; bei höheren Lichtstärken wird im Gegenteil durch die Dunkeladaptation die Verschmelzungsfrequenz herabgesetzt (*Schaternikoff*[193]). — Wird der periodische Lichtwechsel durch eingeschaltete Strecken konstanter mittlererer Belichtung unterbrochen (die rotierende Scheibe ist zur Hälfte gleichmäßig grau, zur Hälfte enthält sie schwarze und weiße Sektoren), so wird die Verschmelzungsfrequenz durch die Einschaltung der Grauperioden erhöht (*Schenck*[194]).

Irradiation.

Als Irradiation[195] — bezeichnet man gewisse Erscheinungen einer falschen Beurteilung von Gesichtsempfindungen, welche bei ungenauer Akkommodation eintritt. Werden nämlich bei ungenauer Akkommodation die Ränder der Objekte auf der Netzhaut in Zerstreuungskreisen entworfen, so hat die Psyche die Tendenz, den unscharfen Saum demjenigen Teile des Gesichtsbildes hinzuzufügen, der am meisten im Bilde selbst hervorsticht. In dieser Beziehung erscheint einmal das Helle größer und prävalierend vor dem Dunklen, sodann das Objekt, ohne Rücksicht auf die Helligkeit oder Farbe, vor dem Hintergrunde. Bei völlig scharfer Akkommodation ist die Erscheinung der Irradiation nicht vorhanden oder doch wesentlich geringfügiger.

Beispiele.

„Ein dunkler Gegenstand erscheint kleiner als ein heller von derselben Größe. Man sehe zugleich eine weiße Rundung auf schwarzem, eine schwarze auf weißem Grunde, welche nach einerlei Zirkelschlag ausgeschnitten sind, in einiger Entfernung an, und wir werden die letztere etwa um ein Fünftel kleiner als die erste halten. Man mache das schwarze Bild um so viel größer, und sie werden gleich erscheinen. So bemerkte *Tycho de Brahe*, daß der Mond in der Konjunktion (der finstere) um den fünften Teil kleiner erscheine als in der Opposition (der volle, helle). Die erste Mondsichel scheint einer größeren Scheibe anzugehören als der an sie angrenzenden dunklen, die man zur Zeit des Neulichtes manchmal unterscheiden kann. Schwarze Kleider machen die Personen viel schmäler aussehen als helle. Hinter einem Rand gesehene Lichter machen in den Rand einen scheinbaren Einschnitt. Ein Lineal, hinter welchem ein Kerzenlicht hervorblickt, hat für uns eine Scharte. Die auf- und untergehende Sonne scheint einen Einschnitt in den Horizont zu machen" *(Goethe)*.

Simultaner Kontrast.

Unter simultanem Kontrast — versteht man eine Erscheinung, welche darin besteht, daß, wo in einem Bild Hell und Dunkel gleichzeitig vor-

handen sind, die hellen (weißen) Partien stets um so intensiver hell erscheinen, je mehr in der Umgebung das Helle fehlt, also je dunkler dieselbe ist, und umgekehrt, um so weniger hell, je mehr in der Umgebung weißliche Töne vorhanden sind. — Ferner gehört hierher die analoge Erscheinung bei farbigen Bildern: eine Farbe erscheint uns in einem Bilde um so intensiver, je vollständiger dieselbe in ihrer Umgebung fehlt, also je mehr die Umgebung die Töne der Kontrastfarbe hat. Der simultane Kontrast geht so hervor aus zwei gleichzeitig nebeneinander bestehenden und verschiedene Netzhautstellen nebeneinander treffenden Eindrücken.

Beispiele des Kontrastes für Hell und Dunkel.

Beispiele des Kontrastes für Hell und Dunkel sind: — 1. Betrachtet man ein weißes Gitter auf schwarzem Grunde, so erscheinen die Kreuzungsstellen der weißen Linien dunkler, weil in ihrer Umgebung am wenigsten Schwarz vorhanden ist. — 2. Man betrachte einen Punkt eines schmalen Streifens dunkelgrauen Papiers vor einem tiefdunklen Hintergrund. Schiebt man sodann zwischen Streifen und Hintergrund ein großes weißes Papier, so erscheint der Streifen auf diesem Grunde viel dunkler als zuvor; entfernt man das weiße Papier wieder, so wird der Streifen sofort wieder heller (*Hering*[196]). — 3. Man sehe mit beiden Augen zunächst eine Zeitlang gegen eine grauweiße Fläche, z. B. eine Zimmerdecke. Dann bringe man vor das eine Auge ein handlanges, innen geschwärztes Rohr aus Pappe von etwa Fingerdicke im Lichten; es erscheint nun der durch das Rohr gesehene Teil der Decke als runder, heller Fleck *(Landois)*.

Beispiele des Kontrastes für Farben.

Beispiele des Kontrastes für Farben: — 1. Man legt ein graues Papierstückchen auf roten, gelben oder blauen Grund: sofort erscheint es in der Kontrastfarbe, also bzw. grün, blau oder gelb. Die Erscheinung ist noch deutlicher, wenn man beim Anschauen das Ganze schnell mit durchsichtigem Ölpapier überdeckt. Unter gleichen Verhältnissen erscheint auch Druckschrift auf farbigem Grunde in der Komplementärfarbe. — 2. Eine Luftblase im stark tingierten Gesichtsfelde eines dicken mikroskopischen Präparates erscheint in intensiver Kontrastfarbe. — 3. Auf rotierender weißer Scheibe sind vier grüne Sektoren aufgeklebt, die in ihrer Mitte, einem Ringe der Scheibe entsprechend, unterbrochen sind, also hier kein Grün besitzen, sondern ein schmales Streifchen Schwarz. Bei der Rotation erscheint dieser Ring auf der Scheibe zwingend rot (nicht grau). — 4. Man sieht mit beiden Augen gegen eine grauweiße Fläche, sodann bringt man vor das eine Auge eine fingerlange und fingerdicke Röhre aus durchsichtigem, geöltem, buntem Papier geklebt, durch deren Wände das Licht hindurchfallen kann: alsbald erscheint der durch dieses Rohr gesehene Teil der Fläche in der Kontrastfarbe. Der Versuch zeigt außerdem schön den Kontrast in der Intensität der Beleuchtung *(Landois)*. — 5. Ein weißes Blatt Papier, das in der Mitte einen runden, schwarzen Fleck trägt, erscheint, durch ein blaues Glas gesehen, blau mit schwarzem Fleck. Läßt man von vorn einen gerade so großen weißen Fleck auf schwarzem Grunde sich in der Tafel spiegeln, so daß er den schwarzen Fleck deckt, so erscheint er in der Kontrastfarbe gelb. — 6. Auch die „farbigen Schatten“ gehören zu dem simultanen Kontrast. „Zu den farbigen Schatten gehören zwei Bedingungen, erstlich, daß das wirksame Licht auf irgend eine Art die Fläche färbe, zweitens, daß ein Gegenlicht den geworfenen Schatten auf einen gewissen Grad erleuchte. Man setze bei der Dämmerung auf ein weißes Papier eine niedrig brennende Kerze; zwischen sie und das abnehmende Tageslicht stelle man einen Bleistift aufrecht, so daß der Schatten, welchen die Kerze wirft, von dem schwachen Tageslicht erhellt, aber nicht aufgehoben werden kann, und der Schatten wird im schönsten Blau erscheinen. Daß dieser Schatten blau sei, bemerkt man alsobald; aber man überzeugt sich nur durch Aufmerksamkeit, daß das weiße Papier als eine rötlich-gelbe Fläche wirkt, durch welchen Schein jene blaue Farbe im Auge gefördert wird. Einer der schönsten Fälle farbiger Schatten kann bei dem Vollmonde betrachtet werden. Der Kerzen- und Mondenschein lassen sich völlig ins Gleichgewicht bringen. Beide Schatten können gleich stark und deutlich dargestellt werden, so daß beide Farben sich vollkommen balancieren. Man setzt die Tafel dem Scheine des Vollmondes entgegen, das Kerzenlicht ein wenig an die Seite, in gehöriger Entfernung, vor die Tafel hält man einen undurchsichtigen Körper; alsdann entsteht ein doppelter Schatten, und zwar wird derjenige, den der Mond wirft und das Kerzenlicht bescheint, gewaltig rotgelb, und umgekehrt der, den das Licht wirft und der Mond bescheint, vom schönsten Blau gesehen werden. Wo beide Schatten zusammentreffen und sich zu einem vereinigen, ist er schwarz“ *(Goethe)*. — 7. Ein Gegenstück zu den farbigen Schatten bieten „die farbigen Lichtreflexe“. Man lege im Zwielicht ein Stück Silbergeschirr in die Nähe eines Fensters und lasse zugleich Kerzenlicht darauf fallen. Es erscheinen die Lichtreflexe der Flamme gelbleuchtend, die des sinkenden Tageslichtes zwingend blau *(Landois)*. — 8. Auf den Tisch legt man ein weißes Papierblatt und darüber, durch eine horizontale Linie getrennt, ein schwarzes. Nun klebe man auf den weißen Grund einen senkrecht gerichteten, schwarzen Streifen und auf den

schwarzen Grund einen weißen Streifen. Betrachtet man diese Streifen durch ein doppeltbrechendes Spatprisma, so wird jeder derselben verdoppelt, und zwar in grauer Farbe, weil der Streifen aus weiß und schwarz gemischt wird. Es scheinen jedoch die Streifen auf schwarzem Grunde heller, die auf weißem Grunde dunkler. Auch mit farbigen Streifen auf andersfarbigem Hintergrund zeigt der Versuch in analoger Weise die Kontrastfarben sehr schön (*E. Hering*[196]). Dieser Versuch ist besonders dann äußerst zwingend, wenn man die beobachteten Objekte mit durchscheinendem Pauspapier überdeckt.

Erklärung des Kontrastes.

Man hat diese Erscheinungen aus der Täuschung des Urteiles erklären wollen: bei gleichzeitiger Einwirkung verschiedener Eindrücke täusche nämlich das Urteil derart, daß, wenn an einer Stelle eine Einwirkung stattfinde, dann in der Umgebung diese möglichst wenig einwirke. Wenn also an einer Stelle der Netzhaut Helligkeit wirkt, so täusche das Urteil eine möglichst geringe Helligkeitswirkung auf den benachbarten Netzhautteilen vor. Ebenso sei es mit den Farben. — Nach *Hering*[196] werden die Erscheinungen als auf wirklichen, physiologischen Vorgängen beruhend gedeutet (pag. 783). Auf partielle Reizung durch Licht reagiert nicht nur der getroffene Teil, sondern auch der umgebende Teil der Netzhaut, und zwar der direkt gereizte Teil durch gesteigerte Dissimilierung, die (indirekt gereizte) Umgebung durch gesteigerte Assimilierung derart, daß letztere Steigerung in der unmittelbaren Nähe der beleuchteten Stelle am größten ist und mit dem Abstande von derselben rasch abnimmt. Durch die Steigerung der Assimilierung an den nicht vom Bilde des Objektes getroffenen Stellen wird außerdem für gewöhnlich verhütet, daß das zerstreute Licht wahrgenommen wird. Dadurch, daß die Steigerung der Assimilierung in unmittelbarer Nähe der beleuchteten Stelle am größten ist, wird auch die Wahrnehmung dieses relativ starken, zerstreuten Lichtes größtenteils unmöglich gemacht.

Sukzessiver Kontrast.

Blickt man längere Zeit auf ein dunkles oder helles Objekt, oder auf ein farbiges (z. B. rotes) und läßt hinterher die hiermit kontrastierenden Einwirkungen die Netzhaut treffen, also beziehungsweise hell oder dunkel, oder die Kontrastfarbe (grün), so erscheinen diese ganz besonders intensiv. Man hat diese Erscheinung auch als „sukzessiven Kontrast“ — bezeichnet. Es spielen dabei offenbar die negativen Nachbilder gleichzeitig eine Rolle mit.

313. Augenbewegungen und Augenmuskeln.[197]

Bewegungsfähigkeit des Bulbus.

Der kugelförmige Bulbus ist auf dem entsprechend ausgehöhlten Fettpolster der Orbita einer ausgedehnten und freien Bewegung fähig, ähnlich (aber nicht völlig analog) dem Gelenkkopfe in der Pfanne einer freien Arthrodie. Die Bewegungsfähigkeit erleidet eine Beschränkung einmal durch die Anheftung der Muskeln, und zwar in der Art, daß bei der Wirkung des einen Muskels der Antagonist desselben wie ein Zügel der Bewegung ein Ziel setzt, ferner durch den Widerstand einzelner Teile der aponeurotischen Hülle des Bulbus (Hemmungsbänder), endlich durch den (nur gering zu veranschlagenden) Widerstand des Opticusstieles. Das weichelastische Polster der Orbita, auf welchem der Bulbus ruht, ist selbst der Ortsbewegung nach vorne und rückwärts fähig, so daß der Bulbus diesen Bewegungen folgen muß.

Hervortreten des Bulbus.

Ein Hervortreten des Bulbus findet statt: — 1. Durch starke Füllung der Gefäße, zumal der Venen im Orbitalraume, wie sie namentlich bei verhindertem Abfluß des venösen Blutes (z. B. am Kopfe bei Erhängten) stattfindet. — 2. Durch Contraction der glatten Muskelfasern in der *Tenon*schen Kapsel, in der Fissura orbitalis inferior und in den Augenlidern (pag. 641), die vom N. sympathicus cervicalis innerviert werden. — 3. Durch willkürliche, forcierte Öffnung der Lidspalte, und zwar deshalb, weil der von vorn her wirkende Liddruck vermindert wird. — 4. Durch die Wirkung der Mm. obliqui, deren Zugrichtung nach innen und vorn gerichtet ist. Läßt man den Obliquus superior bei forciert geöffneter Lidspalte wirken, so kann der Bulbus gegen 1 *mm* hervortreten. — Pathologische Prominenz der Bulbi (besonders durch 2 und 1 bewirkt) wird als Exophthalmus bezeichnet. — Umgekehrt findet ein Zurücktreten des Augapfels statt: — 1. Durch forciertes Zusammenpressen der Lidspalte. — 2. Durch Leerheit der retrobulbären Gefäße, verminderte Succulenz oder Schwund des Gewebes der Augenhöhle. — 3. Bei Hunden hat Durchschneidung des Halssympathicus Zurücksinken des Bulbus zur Folge. — Damit nicht die vier Recti bei ihrer Tätigkeit den Bulbus zu sehr rückwärts ziehen, ist wahrscheinlich die glatte Muskulatur der *Tenon*schen Kapsel antagonistisch tätig. — Manche Tiere be-

Zurücktreten des Bulbus.

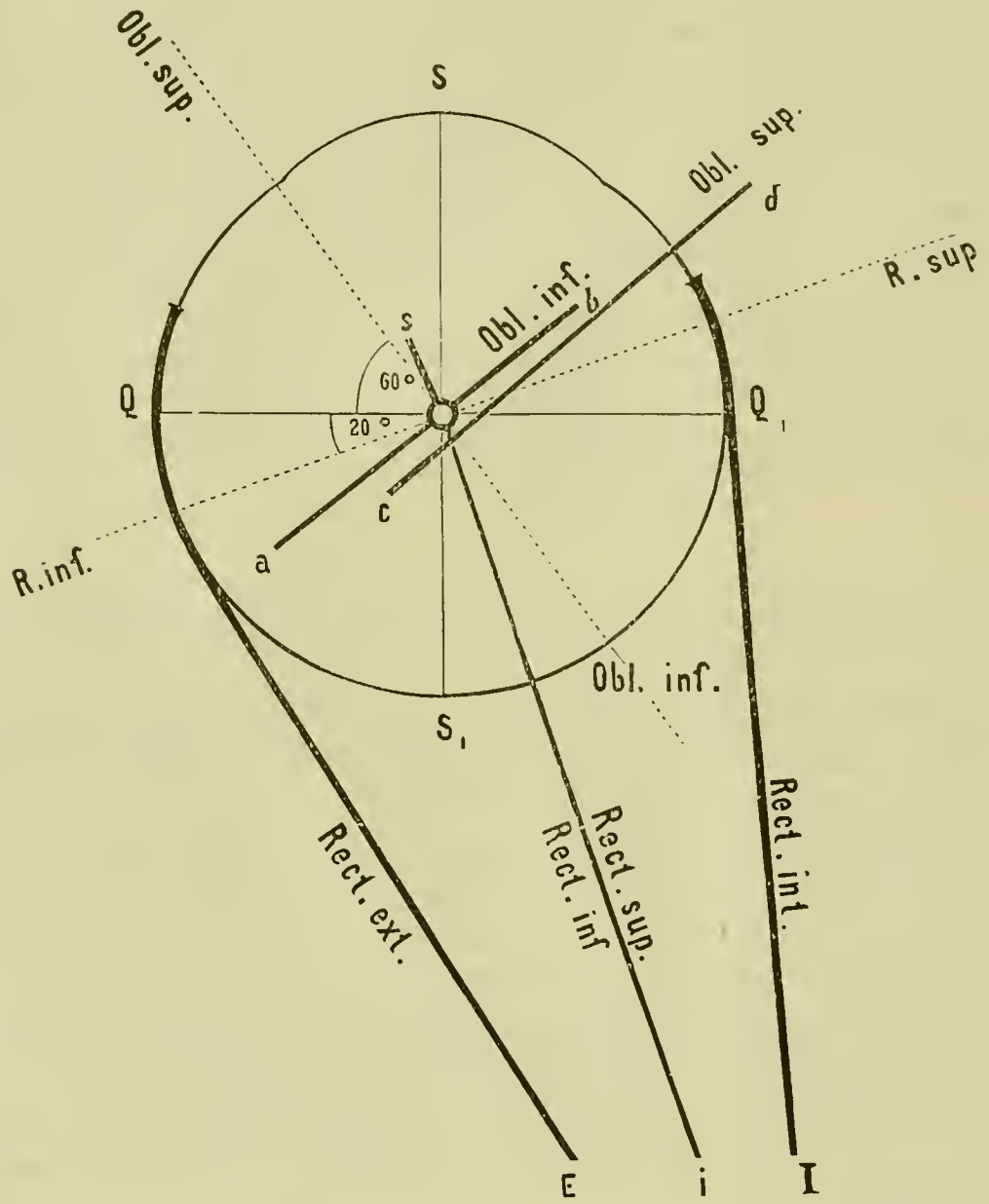
sitzen noch einen besonderen M. retractor bulbi, z. B. Amphibien, Reptilien, viele Säuger; die Wiederkäuer haben ihn sogar in der Vierzahl.

Tuyl[198] setzte bei fixiertem Kopfe auf die cocainisierte Cornea eine genau passende konkave Messingscheibe, die mittelst eines Hebelwerkes die Bewegungen des Bulbus nach vorwärts und rückwärts in vergrößertem Maßstabe registrierte; er konnte so die pulsatorischen und respiratorischen Bewegungen des Bulbus, das Hervortreten bei Anstrengung der Bauchpresse und Erweiterung der Lidspalte, das Zurücktreten bei Contraction des Rectus externus und internus feststellen.

Drehpunkt des Bulbus.

Alle Bewegungen des Bulbus finden statt um den „Drehpunkt" desselben (Fig. 246 *o*), welcher für das emmetrope Auge rund 13,5 *mm*

Fig. 246.



Zugrichtungen und Drehachsen der Augenmuskeln.

hinter dem Hornhautpole (*Donders* u. *Doijer*[199]) und rund 1,3 *mm* hinter dem Mittelpunkte des Augapfels liegt (*Donders* u. *Volkmann*[200]). — Um nun die Bewegungen des Bulbus genauer zu präzisieren, denken wir uns zunächst in dem Drehpunkte drei sich rechtwinklig schneidende Achsen errichtet,

Sehachse. nämlich: — 1. Die Sehachse *(SS_1)* oder sagittale Achse des Bulbus, welche den Drehpunkt mit der Fovea centralis retinae verbindet und

Transversale Achse. vorwärts geradlinig bis zum Hornhautscheitel verlängert ist. — Die transversale, horizontale oder Querachse *(QQ_1)*: die geradlinige Verlängerung der Verbindungslinie der Drehpunkte beider Augen nach außen (natürlich

Höhenachse. rechtwinklig zu 1). — 3. Die Höhenachse oder vertikale Achse, senkrecht im Drehpunkte auf 1 und 2 errichtet. — Diese 3 Achsen bilden

ein körperliches Koordinatensystem. Wir denken uns weiter im Orbitalraume ein ganz gleiches, ein- für allemal feststehendes Aehsensystem erriehtet, dessen Schnittpunkt mit dem Drehpunkte des Bulbus zusammenfällt. In der Ruhelage (Primärstellung, s. unten) des Auges fallen nun zunäehst die drei Aehsen des Bulbus völlig mit den drei Achsen des Koordinatensystems im Orbitalraume zusammen. Wird jedoch der Bulbus bewegt, so werden zwei oder drei Aehsen sieh aus dieser Kongruenz herausbewegen, sie werden Winkel bilden müssen mit dem feststehenden Orbitalachsensystem.

Feststehendes Koordinatensystem in der Orbita.

Wir denken uns weiterhin dureh den Bulbus drei Ebenen gelegt, deren Lage immer dureh je zwei Achsen gegeben ist. — 1. Die horizontale Trennungsebene schneidet den Augapfel in eine obere und eine untere Hälfte; sie ist bestimmt dureh die Sehachse und transversale Achse. In ihrem Verlauf durch die Netzhaut bildet sie deren horizontale Trennungslinie; die Häute des Bulbus selbst sehneidet sie im horizontalen Meridian desselben. — 2. Die vertikale Trennungsebene sehneidet den Augapfel in eine innere und äußere Hälfte; sie ist bestimmt durch die Seh- und Höhenachse. Sie schneidet die Retina in deren vertikaler Trennungslinie, die Peripherie des Bulbus in dem vertikalen Meridian des Augapfels. — 3. Die Äquatorialebene sehneidet den Augapfel in eine vordere und eine hintere Hälfte, ihre Lage ist bestimmt dureh die Höhen- und Transversalachse, sie sehneidet die Sclera im Äquator des Bulbus. Die in der Fovea centralis sieh schneidende horizontale und vertikale Trennungslinie der Retina teilen diese in vier Quadranten.

Horizontale Trennungsebene und -linie.

Vertikale Trennungsebene und -linie.

Äquatorialebene und Äquator.

v. Helmholtz[4] hat weiterhin zur Präzisierung der Augenstellungen noeh folgende Bestimmungen eingeführt: er nennt Blicklinie die gerade Linie, welche den Drehpunkt des Auges mit dem fixierten Punkte der Außenwelt: dem Bliekpunkte, verbindet. Eine dureh die Blicklinien beider Augen gelegte Ebene heißt Blickebene; die Grundlinie dieser Bliekebene ist die Verbindungslinie der beiden Drehpunkte (also die transversale Augenaehse). Denkt man sich ferner dureh den Kopf eine sagittale Ebene gelegt, welehe denselben in eine rechte und linke Hälfte teilt, so wird diese Ebene die Grundlinie der Blickebene halbieren und nach vorn verlängert die Bliekebene in der Medianlinie derselben sehneiden. Läßt man bei unbewegtem Kopfe die Blicklinie der Reihe nach in allen Richtungen in die größtmögliche Exkursion übergehen, so wird dureh die Gesamtheit der äußersten Grenzlagen der Blicklinie eine unregelmäßige Kegelfigur gebildet, deren Spitze im Drehpunkte des Auges liegt; der von diesem Kegel umschlossene Raum heißt der Bewegungsraum der Blieklinie. Denkt man sich den so erhaltenen Kegel von einer zur Primärstellung der Blieklinie senkrechten Ebene geschnitten, so wird durch den Durchsehnitt der Kegelfläehe das Bliekfeld des betreffenden Auges begrenzt.

Blicklinie.

Blickebene.

Bewegungsraum der Blicklinie.

Blickfeld.

Als Primärstellung der Augen (und der Blieklinie) wird eine Stellung der Augen bezeichnet, in der bei aufreehter, gerader Kopfhaltung die Blieklinien horizontal und parallel zur Medianebene des Kopfes geriehtet sind; der Bliekpunkt liegt dabei geradeaus nach vorn in unendlieher Entfernung. Aus der Primärstellung heraus kann — 1. die Blicklinie gehoben oder gesenkt werden; die Erhebung der Bliekebene wird bestimmt dureh den Winkel, welehen die Blickebene in der neuen Stellung mit der Bliekebene in der Primärstellung bildet. Dieser Winkel heißt der Erhebungswinkel des Bliekes; man nennt ihn positiv, wenn die Bliekebene (stirnwärts) gehoben, — negativ, wenn sie (kinnwärts) gesenkt

Erhebungswinkel des Blickes.

wird. — 2. die Blicklinie in der Blickebene seitlich, nämlich medianwärts oder lateralwärts gewendet werden. Die Größe dieser Seitenwendung des Blickes wird durch den Seitenwendungswinkel gemessen, d. h. durch den Winkel, den die Blicklinie mit der Medianlinie der Blickebene bildet; er wird positiv gerechnet bei Wendungen nach rechts, negativ bei Wendungen nach links. Reine Hebungen und Senkungen der Blicklinie aus der Primärstellung, — ebenso reine Seitenwendungen nach rechts oder links werden als Sekundärstellungen bezeichnet; Stellungen des Auges, bei denen die Blicklinie sowohl gehoben, resp. gesenkt und seitlich gewendet worden ist, werden Tertiärstellungen genannt. In der Primärstellung fällt der horizontale Meridian der Netzhaut (pag. 795) natürlich mit der Blickebene zusammen, der vertikale Netzhautmeridian steht natürlich auf der Blickebene senkrecht. Bei gewissen Stellungen des Auges aber kann der horizontale Netzhautmeridian mit der Blickebene einen Winkel bilden, der vertikale Meridian also nicht mehr senkrecht auf der Blickebene stehen, dieser Winkel wird Raddrehungswinkel genannt; er wird positiv gerechnet, wenn das obere Ende des vertikalen Meridians nach rechts abweicht.

Seitenwendungswinkel.

Raddrehungswinkel.

Durch den Erhebungswinkel und den Seitenwendungswinkel ist die Richtung der Blicklinie fest bestimmt, nicht jedoch die Stellung des Auges. Denn man könnte sich denken, daß bei einer bestimmten Richtung der Blicklinie das Auge selbst um die Blicklinie als Achse gedreht würde, dabei würde die Richtung der Blicklinie dieselbe bleiben, die Stellung des Auges aber geändert werden. Solche Drehungen des Auges um die Blicklinie als Achse werden Rollungen genannt. Bei einer bestimmten Richtung der Blicklinie wären nun derartige Rollungen in ganz verschiedenem Maße, also auch ganz verschiedene Stellungen des Auges denkbar; tatsächlich können aber derartige beliebige Rollungen nicht ausgeführt werden. Zu einer bestimmten Richtung der Blicklinie gehört auch eine bestimmte Stellung des Auges, die durch den Raddrehungswinkel charakterisiert ist; die Größe des Raddrehungswinkels ist unabhängig von der Willkür des Beobachters und auch unabhängig von dem Wege, auf dem die Blicklinie in ihre Stellung gebracht worden ist (*Donders*sches Gesetz). Bringt man aus der Primärstellung heraus die Blicklinie in irgend eine andere Richtung, so ist die Stellung des Auges so, als ob es sich gedreht hätte um eine Achse, die auf der Richtung der Blicklinie in der Primärstellung und in der erreichten zweiten Stellung senkrecht steht (*Listing*sches[201] Gesetz). Geht man von der Primärstellung zu einer Sekundärstellung über, indem man die Blicklinie hebt oder senkt, so erfolgt die Drehung um die horizontale Achse, — geht man von der Primärstellung zu einer Sekundärstellung über, indem man die Blicklinie seitwärts wendet, so erfolgt die Drehung um die vertikale Achse: in beiden Fällen bleibt der horizontale Netzhautmeridian in der Blickebene und der vertikale Netzhautmeridian senkrecht zu ihr, der Raddrehungswinkel des Auges ist also in den Sekundärstellungen gleich 0. Geht man dagegen von der Primärstellung zu einer Tertiärstellung über, indem man die Blicklinie zugleich hebt resp. senkt und seitwärts wendet, so erfolgt nach dem *Listing*schen Gesetz die Drehung des Auges um eine Achse, die mit der horizontalen und vertikalen Achse in einer Ebene liegt (der Äquatorialebene des Auges), aber sowohl mit der horizontalen wie der vertikalen Achse einen Winkel bildet: die Folge davon ist, daß in den Tertiärstellungen der horizontale Netzhautmeridian mit der Blickebene einen

Rollungen.

Donderssches Gesetz.

Listingsches Gesetz.

Winkel bildet, der vertikale nicht mehr senkrecht auf der Blickebene steht: es tritt ein Raddrehungswinkel auf, dessen Größe nach dem *Listing*schen Gesetz berechnet werden kann. Das Auftreten dieses Raddrehungswinkels ist jedoch nur die Folge davon, daß die Drehungsachse des Auges schief zu der horizontalen resp. vertikalen Achse steht; eine Rollung des Auges um die Blicklinie findet bei dem Übergang aus der Primärstellung in eine Tertiärstellung nicht statt. — Dagegen läßt sich zeigen, daß bei dem Übergang aus einer Sekundärstellung in eine Tertiärstellung regelmäßig eine Rollung stattfindet.

Die Primärstellung des Auges ist danach zu definieren als diejenige Stellung, aus der die Blicklinie gehoben respektive gesenkt oder seitwärts gewendet werden kann, ohne daß ein Raddrehungswinkel auftritt.

Bei gehobener Blickebene und Seitenwendung nach rechts weicht das obere Ende des vertikalen Netzhautmeridians von der Senkrechten nach links, — bei Seitenwendung nach links dagegen nach rechts ab. Bei gesenkter Blickebene und Seitenwendung nach rechts weicht er ebenfalls nach rechts und bei Seitenwendung nach links ebenfalls nach links ab.

Nachweis des Listingschen Gesetzes.

Zum Nachweis des *Listing*schen Gesetzes verfährt man in folgender Weise. Die Versuchsperson fixiert ein horizontales (oder senkrechtes) Band, das vor einer durch horizontale und senkrechte Linien geteilten Fläche ausgespannt ist, so lange, bis in dem Auge ein Nachbild des Bandes entstanden ist, führt sodann das Auge in eine andere Stellung über und beobachtet die Lage des Nachbildes zu den horizontalen und senkrechten Linien der Fläche. Bei der Deutung der Beobachtungen ist aber zu berücksichtigen, daß bei schiefwinkliger Stellung der Blicklinie zu der Fläche die rechtwinklig gekreuzten Linien der Fläche sich auf der Netzhaut nicht rechtwinklig, sondern in schiefwinkliger Durchkreuzung abbilden, so daß eine (nur scheinbare) Verzerrung des Nachbildes entsteht (vgl. *Helmholtz*[4], *Hermann*[197]).

Das *Listing*sche Gesetz gilt streng nur für den Fall, daß die Blicklinien beider Augen parallel, also in die unendliche Ferne gerichtet sind. Bei konvergenten Stellungen der Blicklinien ergeben sich Abweichungen, Konvergenzbewegungen und Bewegungen aus Konvergenzstellungen heraus sind stets mit Rollungen verbunden. — Sehr geringe Rollungen der Augen kommen auch bei der Neigung des Kopfes gegen die Schulter vor, und zwar in entgegengesetzter Richtung, wie die Neigung ist; sie betragen für je 10^0 Kopfneigung je 1^0 (*Skrebitzky*[202], *Nagel*[203]).

Bedeutung der Gesetze der Augenbewegungen.

Die Gesetze der Augenbewegungen (*Donders*sches Gesetz, *Listing*sches Gesetz) sind von besonderer Bedeutung für die Orientierung im Raume. Wenn bei einer bestimmten Lage der Blicklinie noch beliebige Rollungen des Auges um die Blicklinie vorkämen, so würden je nach dem Betrage dieser Rollungen die Gegenstände der Außenwelt auf wechselnden Stellen der Netzhaut abgebildet werden. Dadurch, daß die Stellung des Auges für eine bestimmte Richtung der Blicklinie eine unabänderliche ist, wird bewirkt, daß bei einer bestimmten Richtung der Blicklinie die Abbildung der Außenwelt immer auf denselben Stellen der Netzhaut stattfindet.

Die Augenmuskeln.

Augenmuskeln. — Die Bewegungen des Bulbus werden von den vier geraden und den zwei schiefen Augenmuskeln ausgeführt. Um die Wirkung eines jeden dieser Muskeln festzustellen, ist die Kenntnis der Zugebene des Muskels und der Drehachse, um welche er den Bulbus dreht, notwendig. Die Zugebene des Muskels wird gefunden, indem man sich durch die Mitte des Ursprungs- und Ansatzpunktes und durch den Drehpunkt eine Ebene gelegt denkt. Die Drehachse steht senkrecht im Drehpunkte des Auges auf der Zugebene des Muskels.

Zugebene und Drehachse.

Die Messungen haben nun folgendes ergeben (*A. Fick*[204], *Ruete*[205]): — 1. Der Rectus internus (Fig. 246. *I*) und externus *(E)* drehen das Auge fast ganz genau nach innen, beziehungsweise nach außen. Die Zugebene liegt somit in der Ebene des Papieres: $Q\,E$ ist die Richtung des Zuges des Rectus externus, $Q_1\,I$ die des Rectus internus. Die Drehachse steht

Rectus externus et internus.

im Drehpunkte O senkrecht zur Ebene des Papieres (fällt also mit der vertikalen Achse des Bulbus zusammen). — 2. Die Drehachse des Rectus superior und inferior (die punktierte Linie R. sup. — R. inf.) liegt in der horizontalen Trennungsebene des Auges, bildet aber mit der Querachse ($Q\ Q_1$) einen Winkel von etwa 20°; die Zugrichtung ist für beide Muskeln in der Linie $s\ i$ gegeben. Man sieht sofort, daß bei der Wirkung dieser Muskeln die Cornea sich nach oben und etwas nach innen, beziehungsweise nach unten und etwas nach innen bewegen muß. — 3. Die Drehachse der beiden Obliqui (die punktierte Linie Obl. sup. — Obl. inf.) liegt ebenfalls in der horizontalen Trennungsebene des Bulbus, sie bildet mit der Querachse einen Winkel von 60°. Die Zugrichtung des Obliquus inferior gibt die Linie $a\ b$, die des superior die Linie $c\ d$ an. Die Wirkung der Muskeln ist also die, daß sie die Cornea nach außen und oben, beziehungsweise nach außen und unten drehen. — Die angegebenen Wirkungen der Muskeln gelten natürlich nur, solange das Auge in der Primärstellung ist, in jeder anderen Stellung ändert sich die Drehachse jedes Muskels.

Rectus superior et inferior.

Obliquus superior et inferior.

Befinden sich die Augen in der Ruhelage, so sind die Muskeln im Gleichgewicht. Wegen der größeren Mächtigkeit der Recti interni konvergieren die Sehachsen etwas und würden sich, verlängert, 40 *cm* vom Auge entfernt schneiden. — Bei den Bewegungen des Bulbus können nun entweder nur 1, oder 2, oder selbst 3 Muskeln beteiligt sein. Ein Muskel wirkt nur bei Drehung des Auges gerade nach außen und gerade nach innen, nämlich der Rectus externus und internus. — Zwei Muskeln wirken bei Wendung gerade aufwärts (Rectus superior und Obliquus inferior), oder gerade abwärts (Rectus inferior und Obliquus superior). — Drei Muskeln werden bei den Diagonalrichtungen verwandt, nämlich für ein- und aufwärts der Rectus internus, superior und Obliquus inferior, — für ein- und abwärts der Rectus internus, inferior und Obliquus superior, — für aus- und abwärts der Rextus externus, inferior und Obliquus superior, — für aus- und aufwärts der Rectus externus, superior und Obliquus inferior.

Zahl der tätigen Muskeln.

Ophthalmotrop.

Durch ein besonderes Modell beider Augäpfel nebst deren Muskeln (Ophthalmotrop) hat *Ruete*[205] die Bewegungen der Augen nachgebildet.

Die Bewegungen der beiden Augen können niemals unabhängig voneinander ausgeführt werden, sondern erfolgen stets in bestimmter Verknüpfung miteinander: Assoziation der Augenbewegungen. Der Wille bewegt nicht jedes Auge für sich, sondern wirkt auf beide Augen wie auf ein einfaches Organ (Gesetz der gleichmäßigen Innervation, *Hering*[197]). Jeder Stellung oder Bewegung eines Auges entspricht so eine ganz bestimmte Stellung oder Bewegung des andern, und zwar in der Weise, wie es für die Erreichung des Einfach- und Deutlichsehens am geeignetsten ist. Von den assoziierten Augenbewegungen seien hier hervorgehoben: die beiderseitige Erhebung und Senkung, die beiderseitige Seitenwendung nach links und nach rechts, die Konvergenzbewegungen; ferner die Assoziation zwischen Konvergenzbewegung und Akkommodation und Pupillenweite (vgl. pag. 757, 765). Endlich sind auch die Bewegungen der Augen fast immer von gleichsinnigen Bewegungen des Kopfes (sowie der Lider) begleitet, am meisten beim Aufwärtssehen, weniger beim Seitwärts- und am wenigsten beim Abwärtssehen.

Assoziation der Augenbewegungen.

Gleichsinnige Kopfbewegungen.

Assoziierte Bewegungen beider Augen erfolgen selbst dann, wenn das eine völlig erblindet ist; es bewegen sich sogar noch die Augenmuskeln, wenn der Bulbus ganz exstirpiert ist. Auch der Nystagmus erfolgt in beiden Augen gleichzeitig und in gleichsinniger Weise.

Auch unter Bedingungen, bei denen das eine Auge überhaupt nicht bewegt zu werden brauchte (Annäherung des Fixationspunktes auf der Blicklinie des einen in Primärstellung befindlichen Auges; nur das andere Auge muß dabei in immer stärkere Konvergenz gebracht werden), findet an demselben dennoch eine Bewegung, und zwar von zwei Antagonisten statt, wie man an leisen Hin- und Herbewegungen ersehen kann.

Die anatomische Grundlage für die Assoziation der Augenbewegungen ist gegeben 1. durch den gemischten Ursprung der Oculomotoriusfasern aus den beiderseitigen Kernen; — 2. durch Querverbindungen zwischen den gleichnamigen paarigen Kernen; — 3. durch Längsverbindungen zwischen den drei verschiedenen Kernen jeder Seite, vorzugsweise durch das hintere Längsbündel (pag. 620).

Unter besonderen experimentell gesetzten Bedingungen können — ebenfalls in dem Sinne der Erzielung des Einfachsehens — von der normalen Assoziation der Augenbewegungen Abweichungen vorkommen. Setzt man z. B. vor ein Auge ein Prisma, so würden bei normaler Assoziation der beiden Augen von einem betrachteten Gegenstande Doppelbilder entstehen. Es besteht dann das Bestreben, diese Doppelbilder zu vereinigen: Fusion; die dazu notwendigen Bewegungen heißen Fusionsbewegungen (*Hofmann* u. *Bielschowsky*[206]). Je nach der Stellung der brechenden Kante des Prismas muß das betreffende Auge mehr nach innen oder außen gewendet, mehr gehoben oder gesenkt werden. Solche Fusionsbewegungen sind aber nur innerhalb einer gewissen Breite möglich; diese Fusionsbreite wird gemessen durch den Winkel des Prismas, welchen das Auge gerade noch zu überwinden vermag. *Fusionsbewegungen.*

In einfachster Weise kann man sich die Fusionsbewegungen zur Anschauung bringen, wenn man eine Konkavbrille aufsetzt und diese nun schief hält (das eine Glas höher, das andere niedriger), wodurch die als Prismen wirkenden Ränder der Gläser die Bilder verschieben. Man sieht, wie die anfänglich auftretenden Doppelbilder ineinanderfließen.

314. Das binoculäre Sehen.[207]

Das Zusammenwirken beider Augen bei dem Sehakt bietet die folgenden Vorteile: — 1. Das Gesichtsfeld beider Augen ist beträchtlich größer als das je eines Auges. — 2. Es ist die Auffassung der Tiefendimension ermöglicht, die beim Sehen mit einem Auge nur sehr unvollkommen zustande kommt. Das Wahrnehmen der Tiefendimension, also der Entfernung der Objekte erfolgt — a) auf Grund der Konvergenz der beiden Blicklinien, b) auf Grund der Verschiedenheit der beiden Netzhautbilder, die von zwei verschiedenen Standpunkten aus aufgenommen sind (vgl. §§ 316, 317). *Vorteile des binoculären Sehens.*

Bei einer festen Kopfstellung kann man sich leicht von der Form des gemeinsamen Gesichtsfeldes — eine Vorstellung machen, wenn man abwechselnd das eine Auge schließt und den Blick des offenen Auges nach innen wendet. Man erkennt alsdann, daß dasselbe eine birnförmige Gestalt hat, oben breit, unten schmäler, und daß die Silhouette der Nase zwischen dem oberen breiteren und unteren schmäleren Teil eine ihrer Größe entsprechende Einbuchtung bewirkt. Hält man dicht vor der Antlitzfläche eine senkrechte Papptafel, so kann man auf dieser für den betreffenden Abstand die Umgebung des gemeinsamen Gesichtsfeldes mit der Feder umziehen. *Form des gemeinsamen Gesichtsfeldes.*

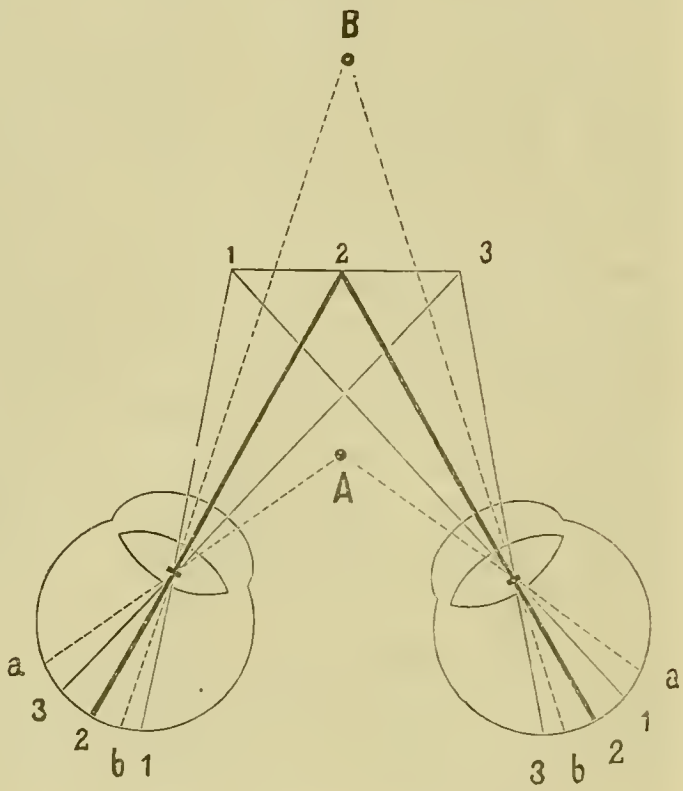
315. Einfachsehen. — Identische Netzhautpunkte. — Horopter. — Vernachlässigung der Doppelbilder.

Denken wir uns die Netzhäute beider Augen wie ein Paar hohle Schalen ineinander gesetzt, und zwar so, daß die Mitten der beiden Foveae *Identische oder zugeordnete Netzhautpunkte.*

centrales sich decken und ebenso die gleichartigen Quadranten der Netzhäute, so heißen alle diejenigen Punkte beider Retinae, welche sich decken, „identische“ oder „zugeordnete“ oder „korrespondierende“ Netzhautpunkte. Die beiden Meridiane, welche die sich deckenden Quadranten trennen, heißen die „Trennungslinien“. Die identischen Punkte sind physiologisch dadurch charakterisiert, daß, wenn zwei zusammengehörige zugleich durch Licht erregt werden, von ihnen aus durch einen psychischen Akt die Erregung an eine und dieselbe Stelle des Gesichtsfeldes verlegt wird (natürlich in der Richtung durch den Knotenpunkt eines jeden Auges). Die Erregung der beiden identischen Netzhautpunkte bringt also nur einen Bildpunkt im Gesichtsfelde hervor. Daraus folgt, daß alle diejenigen Objekte der Außenwelt, von denen die Sehstrahlen (durch die Knotenpunkte) auf identische Stellen der Netzhäute fallen, nur einfach gesehen werden, weil ihre Bilder von beiden Augen an dieselbe Stelle des Gesichtsfeldes gesetzt werden, so daß sie sich decken. Von allen anderen Gegenständen, deren Bilder auf nicht identische Netzhautstellen oder disparate Punkte fallen, entstehen „Doppelbilder“.

Doppelbilder.

Fig. 247.



Schema identischer und nicht identischer Netzhautstellen.

Versuche. Betrachtet man mit beiden Augen einen linearen Gegenstand mit den Punkten *1*, *2*, *3* (Fig. 247), so sind die Punkte der Netzhautbilder hierfür *1*, *2*, *3* und *3*, *2*, *1*; dies sind offenbar identische Punkte beider Netzhäute. Befindet sich gleichzeitig bei Betrachtung dieses linearen Gegenstandes ein Punkt *(A)* näher dem Auge oder ein anderer Punkt *(B)* ferner vom Auge, so werden bei der Einstellung der Augen für *1*, *2*, *3* weder die von *A* einfallenden Sehstrahlen *(Aa, Aa)*, noch die von *B* herkommenden *(Bb, Bb)* auf identische Netzhautstellen fallen: daher erscheinen von *A* und *B* Doppelbilder.

Man fixiere einen Punkt (z. B. *2*) von Tinte auf weißem Papier; es fällt offenbar das Bild auf beide Foveae centrales retinae *(2, 2)*. die natürlich identische Stellen sind. Drückt man nun seitlich auf das eine Auge, so daß dasselbe sich etwas verschiebt, so erscheinen sofort zwei Punkte, weil nun in dem zur Seite gedrückten Auge das Bild des Punktes nicht mehr auf die Fovea centralis fällt, sondern auf einen daneben liegenden, nicht identischen Punkt. — Auch beim absichtlichen Schielen erscheinen sofort alle Objekte in Doppelbildern.

Die vertikalen Trennungslinien der Netzhäute fallen nicht genau mit dem vertikalen Meridian zusammen, sie zeigen nach oben geringe, bei verschiedenen Individuen, ja selbst bei demselben Individuum zu verschiedener Zeit verschiedene Divergenz (*Hering*[197], *Donders*[199]) von $0{,}5^0$—3^0, während die horizontalen Trennungslinien sich decken. Die Bilder, welche auf die vertikalen Trennungslinien fallen, scheinen zu denen auf der horizontalen senkrecht zu stehen, obgleich sie es nicht wirklich sind. Daher sind die vertikalen Trennungslinien die „scheinvertikalen Meridiane“.

Einige Forscher halten die identischen Punkte der Netzhäute für eine angeborene Einrichtung, andere betrachten sie als durch den normalen Gebrauch erworben. Menschen, welche von Geburt an schielen, sehen gleichwohl einfach; hier müssen also die identischen Punkte anders angeordnet sein.

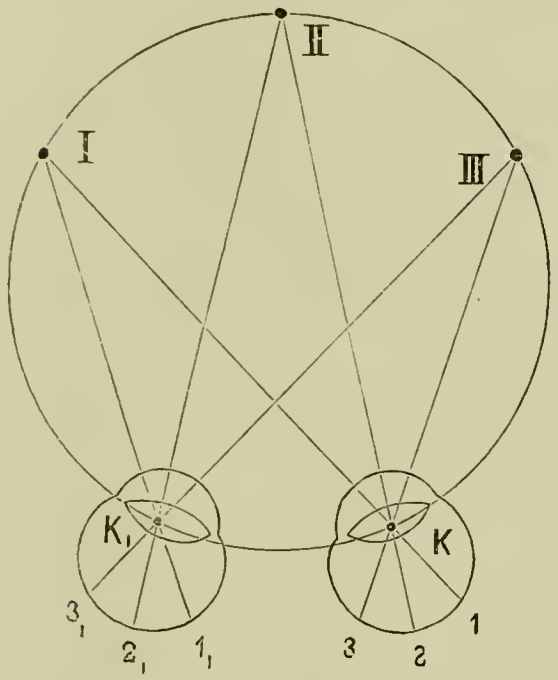
Horopter. Horopter (*Johannes Müller*[208], 1826) — nennt man die Gesamtheit aller derjenigen Punkte der Außenwelt, von denen Sehstrahlen, in beide Augen (bei einer bestimmten Stellung derselben) gezogen, auf identische

Netzhautstellen treffen. Der Horopter ist für die verschiedenen Augenstellungen verschieden.

1. In der Primärstellung — beider Augen bei parallel gerichteten Sehachsen gehen die von zwei identischen Punkten beider Retinae gezogenen Richtungsstrahlen parallel in die Weite und schneiden sich erst in unendlicher Ferne. Es ist daher für die Primärstellung der Horopter eine in weitester Entfernung senkrecht errichtete Ebene.

2. Bei der Sekundärstellung — der Augen mit convergenten Sehachsen ist der Horopter für die transversalen Trennungslinien ein Kreis, der durch die Knotenpunkte der beiden Augen (Fig. 248 KK_1) und durch den fixierten Punkt *(I, II, III)* geht (*Johannes Müller*[208], 1826). Der Horopter der vertikalen Trennungslinien ist in dieser Stellung eine zur Visierebene gezogene Senkrechte.

Fig. 248.



Horopter für die Sekundärstellung mit Konvergenz der Sehachsen.

3. Bei den (symmetrischen) Tertiärstellungen, — bei denen horizontale und vertikale Trennungslinien Winkel bilden, ist der Horopter der vertikalen Trennungslinien eine gegen den Horizont geneigte Gerade. — Für die identischen Punkte der horizontalen Trennungslinien gibt es in diesen Stellungen keinen Horopter, da die von den identischen Punkten dieser Linien in die Ferne gezogenen Richtungslinien sich nicht schneiden.

4. Bei den unsymmetrischen Tertiärstellungen (mit Rollung), — bei denen der fixierte Punkt ungleich entfernt von den beiden Knotenpunkten liegt, ist der Horopter eine Kurve verwickelter Form.

Auf die genauere Begründung der Lehre vom Horopter kann hier nicht eingegangen werden.

Gleichseitige und gekreuzte Doppelbilder.

Alle Objekte, von denen die Strahlen auf nicht identische (disparate) Netzhautstellen beider Augen fallen, erscheinen in „Doppelbildern“. Man kann gleichseitige und gekreuzte Doppelbilder unterscheiden, je nachdem die von den getroffenen, nicht identischen Netzhautstellen gezogenen Strahlen sich vor oder hinter dem fixierten Punkte schneiden.

Versuch.

Zur Erläuterung halte man zwei Finger hintereinander vor beide Augen. Fixiert man den vorderen, so erscheint der hintere im Doppelbilde, fixiert man den hinteren, so erscheint der vordere doppelt. Wird beim Fixieren des hinteren Fingers das rechte Auge geschlossen, so verschwindet das linke (gekreuzte) Doppelbild des vorderen Fingers. Fixiert man den vorderen und schließt das rechte Auge, so verschwindet das rechte (gleichseitige) Doppelbild des hinteren Fingers.

Die Doppelbilder werden ebenso wie die einfachen in den richtigen Abstand vor den Augen verlegt (*v. Helmholtz*[4], *E. Hering*[197]).

Vernachlässigung der Doppelbilder.

Trotz der sehr großen Zahl regelmäßig beim Sehen entstehender Doppelbilder fallen dieselben nicht störend auf. Sie werden für gewöhnlich „vernachlässigt“, — so daß erst die Aufmerksamkeit auf sie gerichtet werden muß, damit man sie sieht. Die Vernachlässigung der Doppelbilder wird begünstigt durch folgende Momente: — 1. Die Aufmerksamkeit wendet sich stets dem Punkte des Gesichtsfeldes zu, der jeweilig fixiert wird. Dieser wirft aber dann sein Bild auf die beiden Foveae centrales, welche

identische Netzhautstellen sind. — 2. Mit den seitlichen Netzhautstellen wird weniger scharf Form und Farbe gesehen. — 3. Die Augen sind stets für diejenigen Punkte akkommodiert, welche fixiert sind. Es entstehen also von den Körpern, welche Doppelbilder liefern, nur undeutliche Bilder (in Zerstreuungskreisen), die leichter vernachlässigt werden können. — 4. Viele Doppelbilder liegen so nahe beieinander, daß sich die meisten Teile derselben bei ausgedehnten Bildern übereinander lagern. — 5. Durch eine gewisse psychische Gewöhnung werden oft noch Bilder vereinigt, die sich, genau genommen, nicht decken (vgl. pag. 804).

316. Körperliches Sehen. Stereoskopie.

Ungleichheit beider Netzhautbilder.

Beim Anschauen körperlicher Objekte entwerfen die beiden Augen nicht völlig gleiche Bilder, diese sind vielmehr wegen des verschiedenen Standpunktes der Augen dem Objekte gegenüber etwas verschieden. Mit dem rechten Auge kann mehr von der ihm gegenüberliegenden Seite des Körpers erblickt werden, ebenso beziehungsweise mit dem linken. Trotz dieser Ungleichheit werden dennoch beide Bilder vereinigt; dabei entsteht der Eindruck der Körperlichkeit des Gesehenen.

Fig. 249 *III L* und *R* sind zwei derartige Bilder, die stereoskopisch gesehen, eine abgestumpfte Pyramide, welche gegen das Auge des Beobachters hervorsteht, bilden, indem die gleichartig bezeichneten Punkte sich deeken. Mißt man den Abstand der sich deckenden Punkte in den beiden Figuren, so zeigt sich, daß die Abstände Aa, Bb, Cc, Dd gleich groß und zugleich die weitesten von allen Punkten der beiden Figuren sind; ferner findet man gleich die Abstände Ee, Ff, Gg, Hh; aber diese Abstände sind kleiner als die ersteren. Betrachtet man endlich die sich deckenden Linien AE, ae und BF, bf, so erkennt man leicht, daß alle Punkte dieser Linien, die mehr nach Aa und Bb hin liegen, weiter voneinander entfernt sind als die mehr gegen Ee und Ff gelegenen.

Gesetze des stereoskopischen Sehens.

Hieraus ergeben sich nun folgende Sätze für das stereoskopische Sehen: — 1. Alle diejenigen Punkte zweier stereoskopischer Bilder (und natürlich ebenso zweier Netzhautbilder körperlicher Objekte), welche in beiden Bildern gleichweit von einander entfernt sind, erscheinen in derselben Ebene. — 2. Alle Punkte, welche näher aneinander liegen (als die Entfernung anderer beträgt), treten gegen den Beobachter näher heran; — 3. umgekehrt: alle Punkte, welche weiter voneinander liegen, treten in den Hintergrund perspektivisch zurück.

Der Grund für diese Erscheinung liegt nun einfach in folgendem Satze: „Beim Sehen mit beiden Augen verlegen wir konstant den Ort der einzelnen Bildpunkte in der Richtung der Sehachsen dahin, wo sich beide schneiden.“

Beweisende Versuche.

Der folgende Stereoskopversuch (Fig. 249 *I*) beweist dies. Man nehme als die beiden Bilder zwei Paar Punkte (ab und $\alpha\beta$), die ungleich weit voneinander auf der Papierfläche entfernt sind. Bringt man sie stereoskopisch zur Deckung, so erscheint der aus a und α vereinigte Punkt *(A)* entfernt in der Ebene des Papiers, hingegen der andere *(B)*, aus der Deckung der beiden näheren Punkte b und β entstandene, schwebt vor derselben in der Luft gegen den Beobachter hin. Die Fig. 249 *I* gibt die Konstruktion an. — Auch folgender Versuch erläutert dasselbe. Man zeichne als die beiden zur Deckung bestimmten Figuren je zwei Linien, ähnlich den Linien BA, AE und ba, ae in Fig. 249 *III*. In den Linien BA und ba liegen alle zur Deckung kommenden Punkte gleichweit voneinander entfernt, dagegen liegen in AE und ae alle Punkte, die näher nach E und e hin liegen, stetig näher aneinander. Stereoskopisch betrachtet, liegt die vereinigte Senkrechte AB, ab in der Ebene des Papiers, dagegen steht die vereinigte Schräge AE und ae schräg gegen den Beobachter aus der Ebene des Papiers hervor. — Aus diesen beiden Fundamentalversuchen lassen sich alle stereoskopischen Bildpaare leicht analysieren; namentlich ergibt sich auch, daß, wenn man in Fig. 249 *III* beide Bilder vertauscht, so daß *R* an

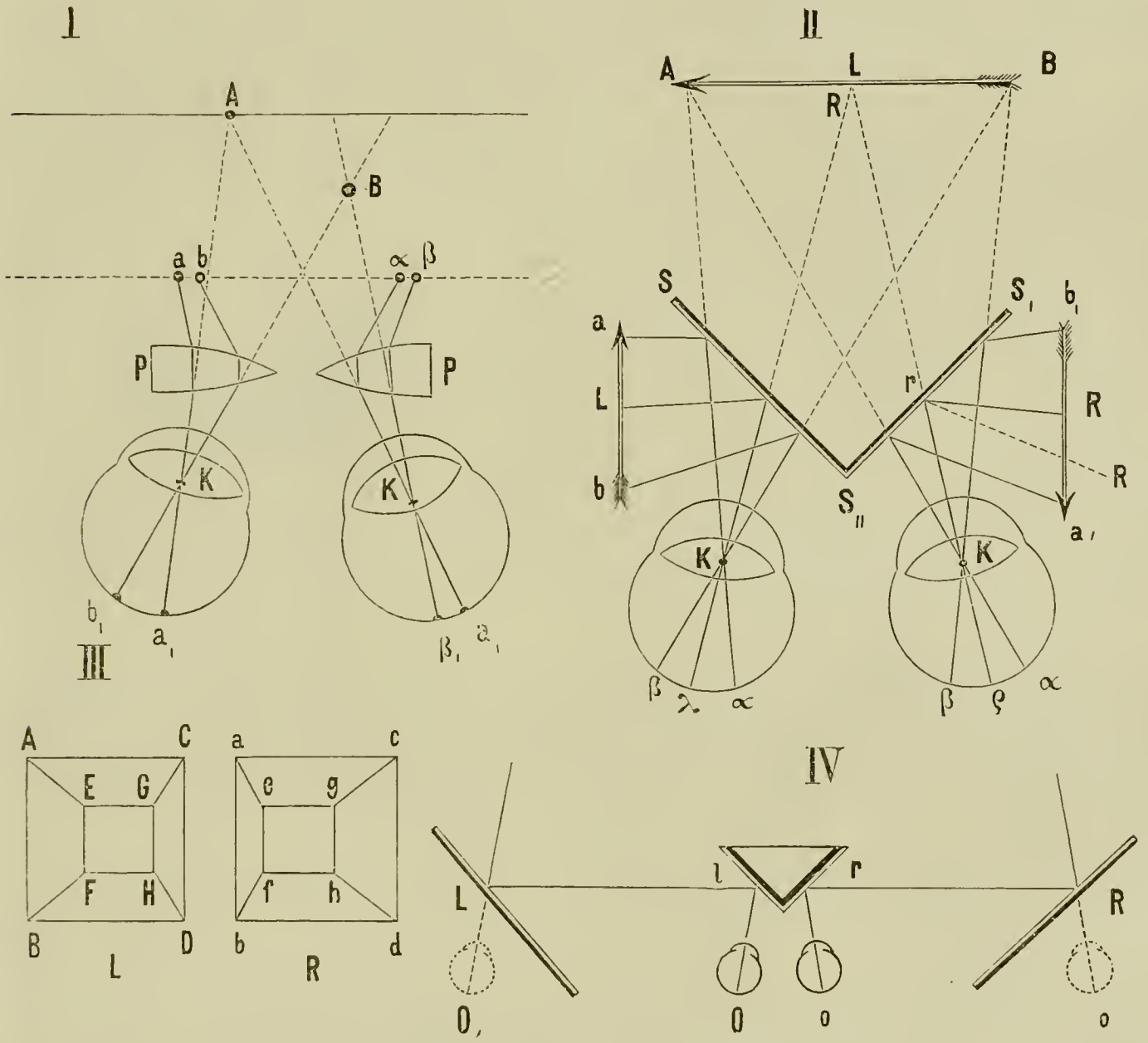
Stelle von L liegt, alsdann der Eindruck eines abgestumpft-pyramidalen Hohlgefäßes entstehen muß.

Zwei stereoskopische Bilder, die so hergestellt sind, daß das eine den Körper von vorn und oben her, das andere denselben von vorn und unten her aufgenommen enthält (z. B. wenn die Figuren 249 *III* die Linien AB und ab zur Grundlinie hätten), werden niemals stereoskopisch vereinigt. — Dreht man die beiden Bilder so, daß dieselben in eine schräge Lage kommen (so daß die Ecken C, c nach rechts und unten hin abweichen), so wird mehr und mehr der körperliche Eindruck beeinträchtigt; *Landois* vermochte noch bei einer derartigen Drehung um 30° den stereoskopischen Eindruck zu behalten.

Abtastende Bewegungen beim körperlichen Sehen.

Beim stereoskopischen Sehen spielen aber auch Bewegungen der Augen eine gewisse Rolle. Von den beiden Bildern R und L (Fig. 249, *III*)

Fig. 249.



I Schema des Stereoskopes von *Brewster*. — *II* des von *Wheatstone*. — *III* zwei stereoskopische Zeichnungen. — *IV* Telestereoskop von *v. Helmholtz*.

fallen bei einer bestimmten Stellung der Augen zunächst nur $A\ B\ C\ D$ und $a\ b\ c\ d$ auf identische Netzhautpunkte, und deshalb können nur diese sich decken; bei einer anderen Convergenz der Sehachsen können (aus demselben Grunde) nur $E\ F\ G\ H$ und $e\ f\ g\ h$ sich decken. Man kann sich nun vorstellen, daß zunächst die quadratischen Grundflächen der Figuren zur Deckung gebracht werden und daß darauf beide Augen eine schnelle „abtastende“ Bewegung gegen die Spitze der Pyramide hin ausführen, durch welche hintereinander die entsprechenden Punkte der Kanten zur Deckung gebracht werden, bis schließlich $E\ F\ G\ H$ und $e\ f\ g\ h$ sich decken.

Indem hierbei die Augenachsen immer mehr und mehr konvergieren müssen, erscheint die Spitze der Pyramide hervorstehend; denn alle Punkte, bei deren Sehen die Augenachsen sich mehr konvergent stellen müssen, erscheinen uns näher (vgl. pag. 806). Es würden also alle korrespondierenden Teile der beiden Figuren durch die Augenbewegungen nacheinander auf identische Netzhautpunkte gebracht.

Man hat gegen diese Auffassung eingewendet, daß schon die Dauer des elektrischen Funkens zum stereoskopischen Sehen genügt: eine Zeit, die für die abtastenden Augenbewegungen völlig unzureichend sein würde. Offenbar kann ein stereoskopisches Sehen in der Tat auch ohne solche Augenbewegungen stattfinden; es dürfte ihnen unter gewöhnlichen Umständen aber doch eine nicht unwesentliche unterstützende Rolle zukommen.

Wenn nun bei der momentanen Zusammenlegung zweier Figuren zu einem körperlichen Bilde eine Bewegung der Augen nicht stattfindet, so werden offenbar in den stereoskopischen Bildern viele Punkte vereinigt, die, genau genommen, nicht auf identische Netzhautstellen fallen. Man kann daher die letzteren nicht im mathematischen Sinne als die sich deckenden Punkte beider Retinae bezeichnen (pag. 800), sondern muß mehr vom physiologischen Gesichtspunkte aus alle die Stellen als identische bezeichnen, deren gleichzeitige Erregung in der Regel ein einheitliches Bild erzeugt. Bei dieser Vereinigung spielt offenbar die Psyche eine Rolle: es besteht ein gewisser psychischer Zwang, die Doppeleindrücke beider Netzhäute einheitlich im Bilde zu verschmelzen, in der Weise, wie die Erfahrung die Zusammengehörigkeit der Doppelbilder gelehrt hat. Wenn jedoch die Differenzen beider stereoskopischen Figuren zu groß sind, so daß gar zu sehr entfernte Netzhautstellen getroffen werden, oder wenn in einer Figur noch neue Linien hinzutreten, die zu der körperlichen Figur nicht passen, oder gar die Zusammenlegung stören würden, so hört auch die stereoskopische Verschmelzung auf.

Stereoskope von Wheatstone und Brewster.

Die Stereoskope — sind Werkzeuge, durch welche zwei zusammengehörige, perspektivisch gezeichnete Bilder zur Deckung gebracht werden, so daß sie einfach und körperlich erscheinen. *Wheatstone*[209] (1838) erreichte dies mit Hilfe zweier winklig gestellter Spiegel (Fig. 249. *II*); *Brewster*[210] (1843) durch zwei Prismen (Fig. 249. *I*). Konstruktion und Wirkung ist aus den Figuren ersichtlich. — *Rollmanns*[211] Farbenstereoskop (1853): zwei zugehörige Bilder werden auf weißem Papier, das rechte mit roter, das linke mit blauer Farbe in- und übereinander gezeichnet. Betrachtet man die Zeichnung mit einer Brille, deren rechtes Glas blau, deren linkes rot gefärbt ist, so sieht man durch das rote Glas nur das blaue und durch das blaue Glas nur das rote Bild. So ist in jedem Auge nur das entsprechende Bild vorhanden: bei der Verschmelzung beider entsteht der Eindruck des Körperlichen.

Auch ohne Stereoskop kann man zwei derartige Bilder vereinigen, indem man die Sehachse jedes Auges auf das demselben gegenüber liegende Bild richtet.

Zwei völlig gleiche Bilder, d. h. also solche, bei denen alle einander entsprechenden Punkte gleichen Abstand haben (z. B. dieselben Seiten von zwei Exemplaren eines Buches), erscheinen unter dem Stereoskope völlig eben; sobald jedoch in dem einen der eine oder andere Punkt etwas näher oder ferner steht in bezug auf den korrespondierenden Punkt, so tritt dieser sofort aus der Ebene hervor oder zurück. So kann man z. B. falsche Banknoten von echten durch den Mangel, mit echten genaue Flächenbilder zu geben, unterscheiden.

Telestereoskop von v. Helmholtz.

Körperliche Objekte aus sehr weiter Ferne betrachtet, z. B. die entlegensten Partien einer Landschaft, erscheinen uns flächenhaft wie in einem Gemälde und nicht mehr körperlich hervortretend, weil diesen großen Abständen gegenüber der kleine Positionsunterschied unserer Augen im Kopfe gar nicht mehr in Betracht kommt. Um dennoch von solchen Objekten körperliche Anschauung zu gewinnen, konstruierten *Hardie*[212] (1853) und *v. Helmholtz*[213] (1857) ein Werkzeug (Fig. 249. *IV*), welches mit Hilfe paralleler Spiegel den Standpunkt beider Augen gewissermaßen auseinander rückt (Telestereoskop). Die Spiegel L und R werfen das Bild der Landschaft auf die Spiegel l und r, gegen welche

die beiden Augen $O\,o$ gerichtet sind. Je nach dem Abstand von L und R können so beide Augen um mehrere Fuß in ihrem Standpunkte (nach $O_1\,o_1$) gewissermaßen auseinanderrücken. Die entfernte Landschaft erscheint so auffallend stark körperlich. Um die entfernten Teile deutlicher und näher zu sehen, kann vor jedes Auge noch ein Fernrohr (Feldsteeher) gesetzt werden. Werkzeuge dieser Art, „Relieffernrohre“, werden neuerdings in großer Vollkommenheit durch die optische Werkstätte von *Zeiss* konstruiert; anstatt der Spiegel enthalten sie analog wirkende Prismen.

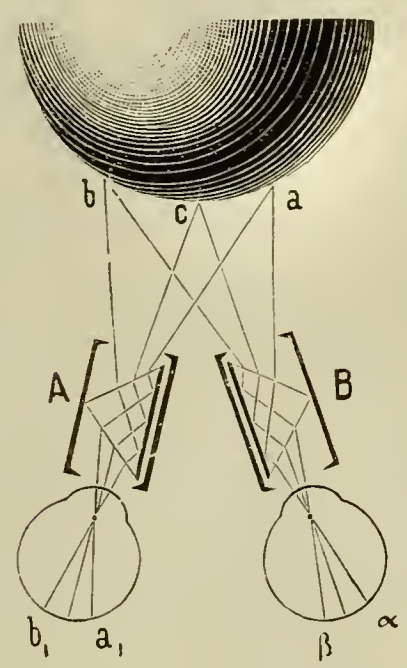
Wesen des Glanzes.

Macht man an zwei zusammengehörigen stereoskopischen Bildern entsprechende Flächen in dem einen Bilde schwarz, in dem andern weiß [man zeichne z. B. zwei abgestutzte Pyramiden, wie Fig. 249. *III*, zeichne die eine Figur genau wie L, nämlich mit weißen Flächen und schwarzen Linien, die andere aber mit schwarzen Flächen und weißen Linien], so erscheint unter dem Stereoskop der Körper glänzend. Das Wesen des Glanzes — liegt darin, daß der glänzende Körper bei einer bestimmten Stellung in das eine Auge helles Licht reflektiert, in das andere jedoch nicht, — weil der unter einem bestimmten Winkel reflektierte Strahl nicht gleichzeitig in beide Augen gelangen kann (*Dove*[214], 1850).

Pseudoskop von Wheatstone.

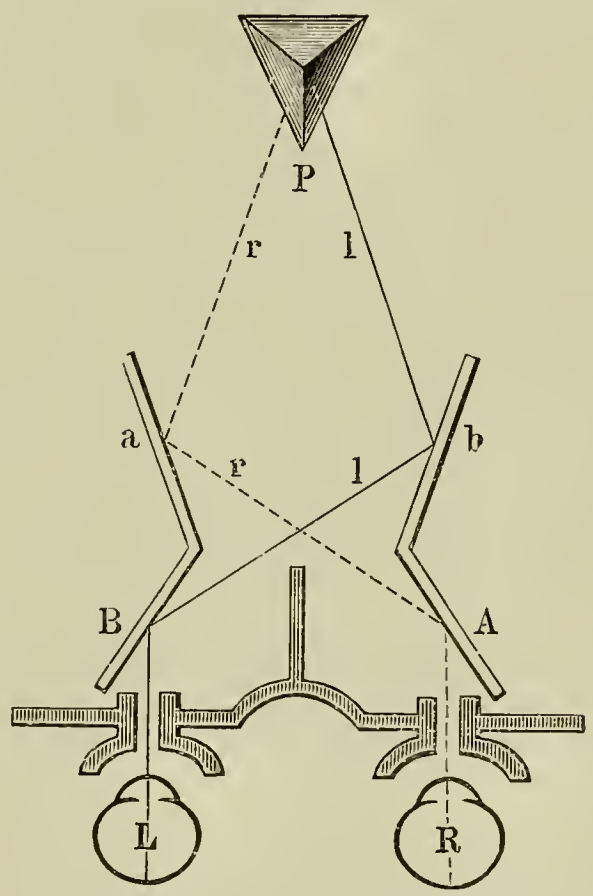
Einen interessanten Versuch zur Erläuterung des stereoskopischen Sehens liefert noch das Pseudoskop — von *Wheatstone*[209] (1852). Dasselbe besteht aus zwei in Röhren eingeschlossenen, rechtwinkligen Prismen (Fig. 250, A und B), durch welche man parallel mit den Hypotenusenflächen hindurchsieht. Betrachtet man mit diesem Werkzeug z. B. eine Kugelfläche, so werden die in jedes Auge

Fig. 250.



Wheatstones Prismen-Pseudoskop.

Fig. 251.



Hardies Spiegel-Pseudoskop.

fallenden Bilder seitlich umgekehrt. Das rechte Auge sieht so eine Ansicht, wie sie sonst das linke sieht, und umgekehrt; namentlich ist der Schlagschatten umgekehrt. Die Folge hiervon ist, daß die Kugel hohl erscheint. *Hardie*[212] (1853) stellte den Apparat durch 4 Spiegel her, deren Wirkung aus Fig. 251 sich ergibt.

Wettstreit der Sehfelder.

Das Stereoskop kann auch benutzt werden, um über den „Wettstreit der Sehfelder“ — Aufschluß zu geben. Beim Sehen mit beiden Augen sind nämlich fast niemals beide gleichzeitig und gleichmäßig tätig, vielmehr lösen sich die beiden gewissermaßen mehr oder weniger umfangreich ab, so daß bald das Bild der einen, bald das der anderen Netzhaut überwiegt. Legt man z. B. unter das Stereoskop zwei verschiedenfarbige Flächen, so tauchen, zumal wenn sie lichtstark sind, abwechselnd diese beiden im gemeinsamen Gesichtsfeld auf, je nachdem das eine oder das andere Auge besonders tätig ist (*Panum*[215]). — Nimmt man zwei Flächen, die so mit Linien bezogen sind, daß letztere sich kreuzen würden, wenn sich die Flächen decken, so tauchen ebenfalls vorwiegend bald die Linien des einen, bald des anderen Systems auf (*Panum*[215]). — Ähnlich wie in dem Versuche mit dem Stereoskop bei verschiedenfarbigen Feldern zeigt sich auch der Wettstreit der Sehfelder, wenn man eine Landschaft mit beiden Augen durch verschiedenfarbige Gläser anschaut.

317. Größenwahrnehmung. — Schätzung der Entfernung.

Täuschungen über Größe und Richtung.

Schätzung der Größe.

Größe des Netzhautbildchens.

Das Urteil über die Größe eines Gegenstandes hängt zunächst (von allen übrigen Momenten abgesehen) — von der Größe des Netzhautbildchens ab: so würde man z. B. den Mond zunächst für größer halten als einen Stern. Fliegt ferner beim Sehen in die ferne Landschaft plötzlich eine Fliege durch unser Gesichtsfeld nahe am Auge vorbei, so kann das Bild derselben, wegen seiner relativen Größe auf der Netzhaut, den Eindruck eines großen Vogels vortäuschen. Wird das Bild wegen mangelnder Akkommodation im Zerstreuungskreise entworfen, so kann dadurch die Größe noch erheblicher erscheinen. — Da nun sehr ungleich große Objekte gleich große Netzhautbilder geben können, wenn ihre Entfernung derart ist, daß sie gleichen Sehwinkel bilden (Fig. 225), so wird auf die Schätzung der wirklichen Größe eines Objektes (gegenüber der allein durch den Sehwinkel bedingten „scheinbaren“ Größe) die Taxierung der Entfernung von dem größten Einfluß sein.

So geht also die Schätzung der Größe und der Entfernung vielfach Hand in Hand, und die richtige Abmessung der Entfernung gibt uns auch die richtige Schätzung der Größe der Objekte *(Descartes)*.

Akkommodation.

Über den Grad der Entfernung kann bereits beim Sehen mit einem Auge das Gefühl der Akkommodation Aufschluß geben, da für das genaue Sehen in der Nähe eine größere Anstrengung des Akkommodationsmuskels nötig ist als für das Sehen entfernter Objekte. Da nun bei gleicher Größe der Netzhautbildchen zweier ungleich weit entfernter Objekte dasjenige Objekt erfahrungsgemäß das kleinere ist, welches näher liegt, so wird auch dasjenige Objekt als das kleinere taxiert, für welches beim Sehen stärker akkommodiert werden muß.

Hieraus erklärt sich folgende Beobachtung: ungeübte Mikroskopiker pflegen stets bei starker Akkommodationseinstellung zu sehen, während der Erfahrene akkommodationslos beobachtet; es erklärt sich daraus die Erfahrung, daß die Anfänger alle mikroskopischen Bilder zu klein taxieren und sie bei der Reproduktion durch Zeichnen viel zu klein entwerfen. — Ein fernerer Beweis ist der folgende Versuch. Erzeugt man in einem Auge ein Nachbild, so erscheint dasselbe sofort kleiner, wenn man für die Nähe akkommodiert, und wieder größer, wenn das Auge zur Ruhe kommt. — Betrachtet man mit einem Auge einen möglichst nahe vor dasselbe gehaltenen, schmalen Körper, so scheint ein dahinter liegender, indirekt mitgesehener, kleiner zu sein.

Die Schätzung der Entfernung im monoculären Sehen auf Grund der Akkommodation ist aber nur eine sehr unvollkommene. Viel besser werden Entfernungen geschätzt beim Sehen mit beiden Augen, und zwar zu-

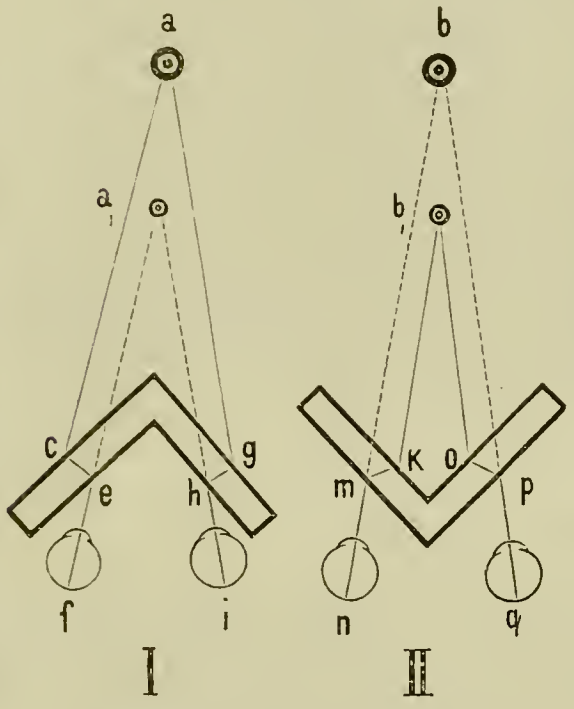
Konvergenz der Sehachsen.

nächst auf Grund der Konvergenz der Sehachsen. Wir verlegen den Ort eines binocular gesehenen Objektes dahin, wo die beiden Sehachsen sich schneiden. Je größer also die Konvergenz der Sehaehsen ist, um so näher taxieren wir das Objekt. Je näher aber das Objekt ist, um so kleiner kann es sein, um dieselbe Größe des Sehwinkels zu bilden, die sonst ein entfernteres, großes Objekt geben würde. Daraus schließen wir: bei gleicher scheinbarer Größe (gleich großem Sehwinkel oder gleicher Größe der Netzhautbildchen) schätzen wir dasjenige Objekt als das kleinste, bei dessen binocularer Betrachtung die Sehaehsen die größte Konvergenz haben müssen. Über die Größe der hierbei nötigen Muskelanstrengung gibt uns das Muskelgefühl der Augenmuskeln Aufschluß.

Versuche über die Schätzung der Größe.

Beweise liefern folgende Versuche: — 1. Das von *Herm. Meyer*[216] beschriebene „Tapetenphänomen“. Betraehtet man einen gleichartig, z. B. sehaehbrettförmig gemusterten Hintergrund (Tapete oder Rohrsesselgeflecht), so erseheinen bei geradeaus geriehteten Sehachsen die Felder in einer bestimmten Größe. Es gelingt nun, besonders beim Anschauen eines näher gehaltenen Objektes, die Augenaehsen zu kreuzen: es rückt dann das Muster scheinbar in die Ebene dieses fixierten Punktes, wobei sieh die gekreuzt übereinander geschobenen Doppelbilder deeken, und das Muster erseheint sofort kleiner (vgl. *Kahn*[217]). — 2. *Rollett*[218] betraehtet dureh zwei winkelig gestellte, dieke Glasplatten ein Objekt, und zwar sind die Glasplatten einmal so gestellt (Fig. 252. *II*), daß die Winkelkante beider Platten gegen den Beobaehter gewendet ist, das andere Mal *(I)* ist die Winkelöffnung zugewandt. Wollen die beiden Augen *f* und *i* (in *I*) das Objekt *a* sehen, so müssen, da die Glasplatten die Strahlen *a c* und *a g* parallel mit sich selbst verschieben (nämlieh als *e f* und *h i*), die Augen mehr konvergieren, als wenn sie direkt auf *a* geriehtet wären. Daher erscheint das Objekt näher und kleiner, nämlieh bei a_1. — In *II* fallen von dem näheren kleineren Objekte b_1 die Strahlen b_1 *k* und b_1 o auf die Glasplatten. Um das Objekt b_1 zu sehen, müssen die Augen *(n* und *q)* weniger konvergieren, und es erscheint das Objekt bei *b* ferner und vergrößert. — 3. Bei Betraehtung des *Wheatstone*schen Spiegelstereoskopes (Fig. 249. *II*) ergibt sieh, daß je mehr die beiden Bilder gegen den Beobaehter hin rücken, der Beobachter um so mehr die Sehaehsen konvergieren muß (weil der Einfalls- und Reflexionswinkel größer wird). Daher erseheint ihm dann das zusammengefügte Bild kleiner. Rückte die Mitte des Bildes *R* naeh R_1, so müßte natürlieh der Winkel $S_{,,} r \rho$ gleieh $S, r R_1$ gemaeht werden (ebenso natürlich links). — 4. Da beim Telestereoskop die beiden Augen gewissermaßen sehr weit voneinander gerüekt sind, so muß natürlich aueh zur Betraehtung von Objekten in gewissen Abständen die Konvergenz der Sehaehsen stärker gemaeht werden als beim normalen Sehen. Es erscheinen daher landsehaftliche Objekte wie in kleiner Modellform. Da wir aber aus soleher Kleinheit auf eine weite Entfernung zu schließen gewohnt sind, so seheinen uns die Gegenstände zugleieh auffallend in die Ferne gerückt.

Fig. 252.



Rolletts Glasplattenapparat.

Dem nach außen bliekenden Auge erscheint ein Gegenstand stets größer als dem nach innen geriehteten. Hält man dieht und seitlich vor einem Auge ein Objekt so, daß es noeh von beiden Augen gesehen werden kann, so sieht das naeh außen geriehtete Auge dieses Objekt stets größer als das andere, welches dasselbe naeh innen gewendet erbliekt *(Landois)*.

Verschiedenheit der beiden Netzhautbilder.

Als feinstes Mittel für die Beurteilung der Tiefendimension kommt endlieh beim Sehen mit beiden Augen die Verschiedenheit der beiden Netzhautbilder in Betraeht. Über die Bedeutung derselben für das körperliehe Sehen vgl. § 316.

Scheinbare Verschiebung.

Eine wichtige Hilfe bei der Sehätzung der Entfernung bietet die Beobaehtung der scheinbaren Versehiebung der Gegenstände bei Bewegung unseres Kopfes oder Körpers. Dabei verändern seitliche Objekte ihren Ort scheinbar um so schneller gegen den Hintergrund, je näher sie uns sind. Daher kommt es, daß wir beim Fahren im Eilzuge, bei welchem die Stellungsänderung der Objekte besonders schnell geschieht, die Objekte für näher halten und daher aueh für kleiner.

Deutlichkeit.

Endlich scheinen uns diejenigen Objekte am nächsten zu sein, welehe im Gesichtsfelde am deutlichsten hervortreten.

Beispiele: — Ein Lieht in einer dunklen Landsehaft; ebenso ein blendender Sehneegipfel erscheinen uns auffallend nahe; — von einem hohen Berge aus betraehtet, treten die silberglänzenden, gesehlängelten Fäden der Flüsse nicht selten wie aus der Ebene emporgehoben hervor. — Richtet man im Eisenbahnzuge den Blick auf den Bahndamm, so

rieselt gleichsam der Boden undeutlich vor den Augen vorüber. Fixiert man nun plötzlich eine bestimmte Stelle desselben zum deutlichen Sehen, so tritt diese momentan gegen das Auge aus der Ebene hervor *(Landois)*.

Täuschungen der Größe.

Täuschungen in bezug auf Größe und Richtung: — 1. Das Himmelsgewölbe erscheint uns nicht als Hohlkugel, sondern elliptisch gewölbt; — Sonne und Mond erscheinen uns größer am Horizont als im Zenith (*Ptolemäus,* 150 n. Chr.). Diese Täuschungen sind in sehr verschiedener Weise erklärt worden. Nach *Zoth*[219] spielt dabei der Einfluß der Blickrichtung eine wesentliche Rolle; er zeigte, daß im allgemeinen Dimensionen, für deren Entfernungs- und Größenschätzung keine Anhaltspunkte vorliegen, bei erhobener Blickrichtung kleiner erscheinen als bei gerader, und zwar deshalb, weil Hebung der Blickebene eine Verkleinerung, Senkung derselben eine Vergrößerung des Konvergenzwinkels der Gesichtslinien begünstigt. — 2. Eine durch Zwischenpunkte ausgefüllte Distanz erscheint größer als eine gleich große ohne Zwischenpunkte. — 3. Bewegt man hinter einem Spalte einen aufgezeichneten Kreis langsam hin und her, so erscheint er als horizontale Ellipse; bewegt man ihn schnell, so erscheint er als senkrechte. — 4. Zieht man durch eine senkrechte, dicke, schwarze Linie eine sehr feine schräge, so scheint jenseits der dicken die Richtung der feinen von der ursprünglichen Richtung abzuweichen. — 5. Man zieht drei Parallelen, 1 *cm* voneinander abstehend, horizontal untereinander. Zieht man nun durch die obere und untere schräge kurze Parallelstriche in der Richtung von links oben nach rechts unten, durch die mittlere Linie ähnlich schräge Striche von rechts oben nach links unten, so erscheint der Parallelismus der drei Linien stark gestört. — 6. Sieht man in einem dunklen Raume gegen eine helle, senkrechte Linie und neigt dann den Kopf gegen die Schulter, so scheint die Linie in entgegengesetzter Richtung gedreht.

Täuschungen der Richtung.

318. Schutzorgane des Auges.

Schluß der Lidspalte.

I. Die Lider. — Der Schluß der Lidspalte — geschieht durch den M. orbicularis palpebrarum (N. facialis; § 265), wobei das obere Lid schon durch seine Schwere niedersinkt. Der Muskel gelangt in Tätigkeit: — 1. durch den Willen, — 2. unwillkürlich in einzelnen Zuckungen (Lidschlag), — 3. reflektorisch durch Erregung aller sensiblen Trigeminusfasern am Bulbus und in dessen naher Umgebung (§ 280, 1.), — ebenso durch intensive Lichtreizung der Netzhaut, — 4. dauernder, unwillkürlicher Schluß erfolgt während des Schlafes.

Öffnung der Lidspalte.

Die Eröffnung der Lidspalte — bewirkt das passive Niedersinken des unteren und die aktive Erhebung des oberen Lides durch den Levator (§ 261). Erweiternd wirken auch die glatten, tonisch innervierten, verschmälernden Muskeln der Lider (pag. 641). Beim Abwärtsblicken wird das untere Lid durch Vermittlung der von der Fascie des M. rectus inferior an den Tarsus inferior sich ansetzenden bindegewebigen Züge abwärts gezogen.

Bau der Tränenapparate.

II. Die **Tränenapparate.** — Die gestreckten und reich verästelten Drüsentubuli enthalten Sekretzellen, welche im „geladenen" Zustande hoch sind und im feinmaschigen Protoplasma eine Sekretsammelstelle enthalten, und niedrigere Zellen, völlig mit Sekret in Gestalt großer Tröpfchen gefüllt. Zwischen den Zellen dringen bis zur Höhe des Kerns intercelluläre Sekretgänge. Vier bis fünf größere und acht bis zehn kleinere Ausführungsgänge leiten die Tränen oberhalb des äußeren Lidwinkels in den Fornix conjunctivae. Die Tränenröhrchen tauchen mit ihren offenen Anfängen, den Tränenpunkten, in den Tränensee. Quergestreifte Muskelfasern begleiten die Röhrchen und vermögen sie bei ihrer Contraction offen zu erhalten. Die Tränenröhrchen münden gesondert in eine Ausbuchtung des Tränensackes. Die bindegewebige Haut des Tränensackes und -Kanales ist mit dem anliegenden Periost verbunden. Die Öffnung des Ganges ist oft mit einer klappenartigen Falte (*Hasner*sche Klappe) versehen.

Die Tränen befeuchten den Bulbus, schützen ihn vor Vertrocknung und schwemmen kleinere Partikel weg, unterstützt vom Lidschlag.

Die Tränendrüsen secernieren jedoch reichlicher nur beim Weinen oder bei reflektorischen stärkeren Reizen; die gewöhnliche Befeuchtung des Auges rührt dagegen von der Sekretion der Conjunctiva her.

Die Fortleitung der Tränen — geschieht zwischen Lider und Bulbus durch Capillarität, wobei der Lidschlag verteilend wirkt. Das *Meibom*sche Sekret verhindert das Übertreten der Tränen über den Lidrand. — Die Ableitung der Tränen durch die Tränenpunkte, Röhrchen und den Kanal wird bewirkt durch den (schon *Duvernoy* 1678 bekannten) *Horner*schen Muskel, der bei jedem Lidschluß die hintere Wand des Sackes, den letzteren erweiternd, zurückzieht und so aspirierend auf die Tränen wirkt, bei Lidöffnung den Sack komprimiert und so die Tränen in die Nase preßt (*Henke*[220]). *Seimeni*[221] hat die Ansaugung experimentell gezeigt durch Einfügung eines Röhrchens durch die Wand bis in das Lumen des Tränensackes (bei Menschen mit Tränensackfistel): in diesem Röhrchen wird Flüssigkeit mit jedem Schluß der Lider aspiriert. Dagegen bestreitet *Gad*[222] die Kompression des Sackes durch den Muskel. *Fortleitung der Tränen.*

Die Sekretionsnerven der Tränendrüse stammen aus dem Facialis (pag. 621) und verlaufen durch den N. zygomaticus (pag. 614) und den N. lacrimalis (pag. 611) zur Tränendrüse. Auch der Sympathicus soll Sekretionsfasern für die Tränendrüse abgeben (pag. 641). Die gewöhnliche Absonderung im wachen Zustande ist reflektorisch durch die Erregung der vorderen Bulbusfläche (durch Luft, Verdunstung der Tränen) bedingt: Horn- und Bindehaut besitzen Schmerz- und Berührungs-, Kälte- und Wärmeempfindung. Auch intensive Lichtreizung bewirkt reflektorisch vom Sehnerven aus Tränenfluß; endlich kann durch Reizung der Nasenschleimhaut reflektorisch Tränensekretion auf derselben Seite hervorgerufen werden. Das Centrum für die Tränensekretion reicht nach *Eckhard* u. *Seck*[223] nach vorn nicht über den Ursprung des Trigeminus hinaus, abwärts bis zum 5. Wirbel (Kaninchen); nach *Bechterew* u. *Mislawsky*[224] soll es dagegen im Sehhügel liegen (vgl. pag. 727). Im Schlafe fallen die erregenden Momente weg, und die Tränen versiegen. Auch bei Gemütsbewegungen (so auch bei starkem Lachen) kommt es zu vermehrter Tränensekretion. Beim Husten oder Erbrechen ist teils die Tränensekretion reflektorisch verstärkt, teils der Abfluß durch exspiratorische Pressung behindert. Atropin vermindert die Tränen (*Magaard*[225]). *Absonderung der Tränen.*

Die alkalischen, salzig schmeckenden Tränen haben folgende Zusammensetzung: 98,1 bis 99 Wasser, 1,46 organische Substanzen (0,1 Albumin nebst Mucin, 0,1 Epithelien), 0,4 bis 0,8 Salze (hauptsächlich Kochsalz) (*v. Frerichs*[226], *Magaard*[225]). *Zusammensetzung der Tränen.*

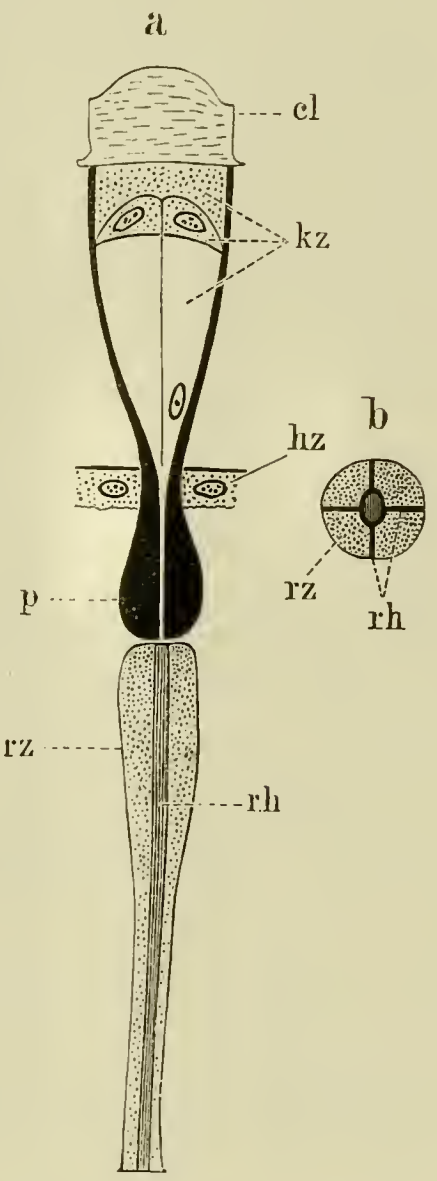
319. Vergleichendes. Historisches.

Vergleichendes.[50] — Als einfachste Form der Sehwerkzeuge finden sich Pigmentablagerungen in der äußeren Körperumhüllung, die mit der Endigung eines centripetalleitenden Nerven in Kontakt stehen. Bei den niederen Medusen finden sich derartige Pigmentflecke an der Tentakelbasis, bei den höheren im Rande das Schirms, hier sind sie noch dazu mit einem hellen, lichtbrechenden Körper versehen. Auch bei vielen niederen Würmern finden sich nur Pigmentflecke, dem Gehirne benachbart. Beim Regenwurm ist der Kopf, weniger das Schwanzende lichtempfindlich durch die „Lichtzellen“ (*Hesse*[227]). Bei anderen liegt das Pigment als Hülle um die Endigungen des Nerven, die als sogenannte „Kristallstäbchen“ oder „Kristallkegel“ auftreten (z. B. Strudelwürmer). Vielen niederen Würmern endlich und namentlich den Parasiten fehlen die Sehwerkzeuge völlig. — Bei den Seesternen befinden sich an der Spitze der Arme die Augen, die aus einem kugeligen Krystallorgan bestehen, umgeben von Pigment mit zutretendem Nerv. Bei allen übrigen Echinodermen findet man nur Pigmentanhäufungen. *Medusen.* *Würmer.* *Echinodermen.*

Unter den Gliedertieren trifft man verschiedene Stufen der Augenbildung an: — 1. Ohne Hornhaut: entweder nur ein von Pigment umgebener Krystallkegel (Nervenendapparat) in der Nähe des Gehirns (einige Krebslarven), oder mehrere Krystallstäbchen im zusammengesetzten Auge (niedere Krebse). — 2. Mit Hornhaut, welche durch eine *Arthropoden.*

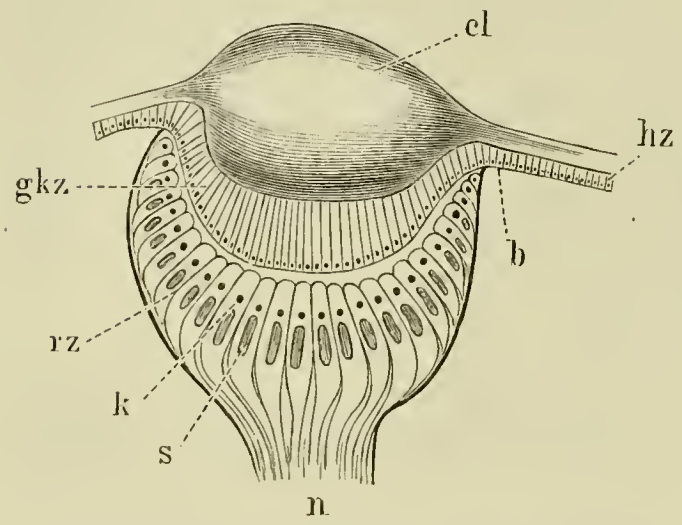
linsenförmig gestaltete Chitinbildung des äußeren Integumentes gebildet wird: entweder einfache Augen, mit einem Krystallstäbchen, oder zusammengesetzte Augen. Letztere haben entweder nur eine große, linsenförmige Hornhaut, die für alle Krystallstäbchen gemeinsam ist (Spinnen) (Fig. 253), — oder jedes Krystallstäbchen besitzt für sich eine besondere linsenförmige Cornea. Die zahlreichen Stäbchen, von Pigment umgeben, stehen dicht zusammen, eine gewölbte Fläche einnehmend. Der Chitinüberzug des Kopfes ist facettiert und bildet auf der Oberfläche eines jeden Stäbchens eine Cornealinse: Facettenauge (Fig. 254). Die Entstehung des Bildes im Facettenauge erfolgt in durchaus anderer Weise, wie in dem Auge der Wirbeltiere. Von den zahlreichen Strahlen, die von einem leuchtenden Punkte der Außenwelt ausgehen, werden diejenigen, die nahezu senkrecht auf die Linsenoberfläche eines Facettengliedes fallen, durch die Cornealinse und die Krystallkegel (Fig. 254, *c l* und *k z*) weitergeleitet zu dem percipierenden Endapparat, dem Retinastäbchen *(r h)*, alle Strahlen, die schräg auf die Linsenoberfläche fallen, werden von dem Pigment, welches die Krystallkegel rings umgibt, absorbiert: von einem leuchtenden Punkte der Außenwelt wird also immer nur ein Element der Retina erregt. Jeder einzelne Punkt eines Gegenstandes wird so auf einem anderen Netzhautelement abgebildet, durch Zusammensetzung dieser einzelnen Bilder entsteht auf der Netzhaut (der Gesamtheit der Retinastäbchen) ein aufrechtes Bild des Gegenstandes: „musivisches Sehen“ (*Joh. Müller*[208], *Exner*[228]). — Den Insekten (Fliegen) scheinen die Röntgenstrahlen sichtbar zu sein (*Axenfeld*[229]).

Fig. 254.



Einzelnes Facettenglied aus dem Auge einer Libellenlarve, schematisch und vereinfacht, nach *Carrière*. *a* = Längsschnitt, *b* = Querschnitt; *cl* = Cornealinse; *kz* = Krystallkegel (Zellen); *hz* = Hypodermiszellen; *p* = Pigmentzellen; *rz* = Retinazellen; umhüllend *rh* = das Retinastäbchen.

Fig. 253.



Auge der Kreuzspinne, nach *Grenacher*; entfärbt. *cl* = Cornealinse; *hz* = Hypodermiszellen; *b* = Basalmembran; *gkz* = Glaskörperzellen; *rz* = Retinazellen; *k* = Kerne der Retinazellen; *s* = Stäbchen; *n* = Nerv.

Mollusken. Unter den Mollusken haben die festsitzenden Brachiopoden nur im freien Larvenzustande zwei Pigmentflecke nahe dem Hirn; ähnliche, sogar mit lichtbrechendem Körper versehen, besitzen die Muscheln, jedoch nur im Larvenzustande. Die ausgewachsenen Muscheln haben hingegen nur Pigmentflecke am Mantelrande, doch haben hier manche gestielte, smaragdglänzende, hochentwickelte Augen. Unter den Schnecken besitzen einige niedere gar keine Augen, andere haben am Kopfe ein Pigmentfleckenpaar, endlich haben viele Schnecken Augen in verschiedener Ausbildung (Fig. 255, 256). Die Gartenschnecke trägt ihr Augenpaar auf einem besonderen Augenstiele. Das Auge hat hier Cornea, Sehnerv, mit Netzhaut und Pigment und sogar Linse und Glaskörper. — Unter den Cephalopoden hat Nautilus keine Hornhaut und Linse, das Meerwasser fließt frei in die Augenhöhle hinein. Andere besitzen eine Linse, aber es fehlt die Hornhaut, andere haben eine Öffnung in der Cornea (Sepia, Octopus, Loligo). Das Auge der Cephalopoden nähert sich in seiner

Cephalopoden.

Ausbildung in hohem Maße dem der Wirbeltiere. Auf optische Reize findet reflektorische Pupillenbewegung statt (*Magnus*[230]). — Das Auge der Vertebraten ist durchweg im wesentlichen nach demselben Prinzip gebaut. Zurückgebildet sind die Augen bei Proteus und dem Säuger Spalax, deren Leben im Dunkeln das Sehorgan hat verkümmern lassen. Bei vielen Fischen, vielen Amphibien und Reptilien ist das Auge von der durchsichtig gewordenen Haut überzogen. Einige Haie, die Krokodile und die Vögel haben jedoch Lider und noch dazu die Nickhaut am inneren Augenwinkel. Vereint mit ihr ist die *Harder*sche Drüse. Bei Säugern ist die Nickhaut auf die Plica semilunaris reduziert. Den Fischen fehlen die Tränenapparate. Die Tränen der Schlangen bleiben unter dem uhrglasförmigen Cutisüberzug, der das Auge überzieht. Die Sclera der Knochenfische hat zwei oft verknöchernde Knorpelstreifen. Von der Mitte der Chorioidea geht bei ihnen ein muskulöses Organ aus (Processus falciformis), dessen vordere Anschwellung Campanula Halleri heißt und sich an den äußeren Linsenrand ansetzt. Die Campanula, von *Beer* Musc. retractor lentis genannt, zieht die Linse näher an die Netzhaut heran und bewirkt so im Auge (welches in der Ruhe für die Nähe eingestellt ist) eine Akkommodation für die Ferne (*Beer*[42] [vgl. pag. 758]). — Bei den Vögeln geht ein ähnliches, muskulöses Gebilde, der Kamm (Pecten), im Auge oft bis zur Linsenkapsel. Die Cornea ist bei Vögeln von einem Knochenringe eingefaßt. Bei Raubvögeln verändert sich auch die Cornea gleichsinnig wie die Linse (*Beer*[42]). — Eine riesige Verdickung der Sclera haben die Wale. Die Linse ist bei Wassertieren sehr stark kugelig. Die Muskeln der Iris und Chorioidea sind bei Reptilien und Vögeln quergestreift. Besonders muß noch betont werden, daß die Retinastäbchen der

Verte-braten.

Fig. 255.

Auge von einer Meerschnecke (Patella coerulea), schematisch und vereinfacht, nach *Fraisse*; der Nerv nach *Hilger*. e = Körperepithel; r = Retinazellen; n = Nerv.

Fig. 256.

Auge von einer Meerschnecke (Haliotis tuberculata), schematisch und vereinfacht, nach *Fraisse*; e = Körperepithel; *emp* = lichtbrechender gallertartiger Binnenkörper; r = Retina; n = geteilter Nerv.

Wirbeltiere von vorn nach hinten stehen, während die analogen Elemente (Krystallstäbchen, Krystallkörper) der Wirbellosen von hinten nach vorn gerichtet sind. — Bei vorweltlichen Molchen nimmt man die Existenz eines dritten Auges auf der Scheitelregion an (Parietal-Auge). Die Zirbeldrüse der Vertebraten scheint der übrig gebliebene, verkümmerte Stiel des Parietalauges zu sein. Bei den Echsen findet sich das Parietalauge von der Haut überzogen noch vor: bei Iguana ist sie sogar durchsichtig, so daß es hier vielleicht noch in geringer Weise als Sehwerkzeug dient. — Über die Akkommodation bei verschiedenen Tierarten vgl. pag. 758.

Historisches. — Die Platoniker und Stoiker stellten sich den Sehakt als etwas Materielles vor. Vom Auge und von den Objekten gehen Lichtstrahlen aus, beide treffen sich, und die Strahlen des Auges kehren mit dem Gefühle des Gegenstandes zum Auge wieder zurück. Die Epikuräer glaubten, daß kleine körperliche, die Peripatetiker, daß unkörperliche Bilder von den Objekten direkt hervorgingen. Nach *Aristoteles* entnimmt das Auge von dem Objekte nichts von seiner Materie, sondern nur seinen Schein, wie das Wachs den Abdruck des Siegels. Den griechischen Forschern waren die Begriffe Fixierpunkt, Gesichtsfeld, binoculäres Einfach- und Doppeltsehen geläufig. *Descartes* stellte die Hypothese von der Schwingung des Lichtäthers auf, der auch im Auge vorhanden sei, und der den Nerven errege. — In bezug auf einzelne Teile des Sehorgans und deren Tätigkeit sei folgendes erwähnt: Schon die *Hippokrates*sche Schule kennt den Sehnerven und die Linse. — *Aristoteles* (384 v. Chr.) teilt mit, daß die Durchschneidung des Sehnerven bei Ver-

Historisches.

wundeten blind gemacht habe. Er kennt die Nachbilder, erwähnt der Kurz- und Weitsichtigen, die blauen Augen reagieren nach ihm durch lebhaftere Irisbewegungen auf Licht als die dunklen, er hebt hervor, daß allein der Mensch an beiden Lidern Cilien trage. Er erwähnt eines Mannes, der imstande gewesen, Visionen zu sehen, ähnlich wie *Quinctilian* den Maler *Theon von Samos* namhaft macht. — *Herophilus* (307 v. Chr.) entdeckte die Retina; in seiner Schule wurden zuerst die Ciliarkörper bekannt. — *Galen* (130—200 n. Chr.) beschreibt die sechs Augenmuskeln, die Tränenpunkte und -gänge. Nach ihm empfindet die Netzhaut den Lichteindruck: er leitet den Ursprung des Sehnerven vom Thalamus ab. — *Berengar* (1521) kennt die Fettigkeit der Lidränder, *Stephanus* (1545) und *Casseri* (1609) erwähnen bereits die *Meibom*schen Drüsen, die *Meibom*s Name (1666) bekannter machte. — *Aranzi* beschreibt (1586) die Lidmuskulatur. *Fallopia* bezeichnet die Glashaut des Auges und das Ligamentum ciliare. — *Plater* betont die stärkere hintere Wölbung der Linse (1583). — *Aldrovandi* sah Reste der Pupillarmembran (1599).

Schon zu *Vesal*s Zeiten (1540) wurden über die brechende Kraft der Linse Betrachtungen angestellt; *Porta* (1560) verglich das Auge mit der Camera obscura und *Maurolykos* die Wirkung der Linse mit einer Glaslinse, aber erst *Kepler* (1611) zeigte das wahre Brechungsverhältnis des Auges und die Entstehung des Bildchens; doch glaubte er in bezug auf die Akkommodation, daß die Netzhaut vor- und rückwärts bewegt werde. Der Jesuitenpater *Scheiner* (1619) betonte jedoch, daß die Linse durch die Processus ciliares konvexer werde; er nimmt Muskelfasern in der Uvea an. Auch erkannte er die gleichzeitige Pupillencontraction bei der Akkommodation für die Nähe. Er leitete die Kurz- und Weitsichtigkeit von der Wölbung der Linse her, er zeigte auch zuerst das umgekehrte Bildchen auf der Netzhaut im ausgeschnittenen Auge. — *Brigs'* (1676) Bemerkung, „Ligamentum ciliare e fibris motricibus constans" sowie die gleichsinnige von *Ruysch* (1743) leiteten schon *Morgagni* auf die richtige Anschauung vom Akkommodationsvorgange. *Edm. Mariotte* erkannte, daß das Augenleuchten von reflektiertem Lichte herrühre (1668). — Über den Gebrauch der Brillen findet sich schon bei *Plinius* eine Notiz; im Anfange des 14. Jahrhunderts soll der Florentiner *Salvino d'Armato degli Armati di Fir* († 1317) sie erfunden haben, ebenso der Pisaner Mönch *Alessandro de Spina* († 1313). Erst *Kepler* (1611) und *Descartes* (1637) erläuterten richtig ihre Wirkung. — *Huyghens* bildete das Auge durch einen Apparat nach und zeigte an demselben die Wirkung der Brillengläser (1695). Auf *Gassendus* (1658) ist der Wettstreit der Sehfelder zurückzuführen. — *Agulonius* (1613) beschäftigt sich schon mit dem Horopter. — *Briggs* (1676) vermutete, das Einfachsehen finde statt, wenn das Objekt auf homologen Fasern der Retina sich abbilde. — Positive und negative Nachbilder beschreibt *de Peirese* (1634), — *v. Muschenbroeck* kennt den Farbenkreisel (1762). — *Lionardo da Vinci* († 1519) ist mit den Kontrasterscheinungen vertraut, *Otto v. Gericke* (1672) mit den farbigen Schatten, *Kepler* (1611) mit der Irradiation; er erklärte richtig das Aufrechtsehen, die Tiefenwahrnehmung und die Schätzung der Entfernung. — *Nuck* analysierte den Humor aqueus (1688), *Chrouet* die Linse (1688). — *De la Hire* (Sohn) sprach dem Humor aqueus und dem Glaskörper dieselbe brechende Kraft zu und prüfte die der Linse und der Hornhaut (1707). — *Maitre-Jean* bezieht die Bewegung der Iris auf kreisförmig und radiär in derselben verlaufende Fasern (1707). — Durch *Zinn* (1755) wurde wesentlich die Kenntnis des Auges gefördert. Schon *Ruysch* beschreibt Muskelfasern der Iris, weiterhin *Monro* (1794) genauer den Sphincter pupillae; *Berzelius* wies chemisch Muskelsubstanz in der Iris nach. *Jacob* entdeckte die Stäbchenschicht der Netzhaut; *Sömmering* beschrieb (1791) zuerst den gelben Fleck; *Ant. Leeuwenhoek* kannte schon die Linsenfasern, *Reil* sah die sternförmige Spaltbarkeit der Linse, *Berzelius* untersuchte chemisch Linse, Humor aqueus, Glaskörper, Pigment und Tränen. — *Young* bemerkte zuerst den Astigmatismus (1801). — *Brewster* und *Chossat* (1819) prüften die brechende Kraft der Augenmedien. — *Purkinje* studierte (1819) eingehend das subjektive Sehen. — *Helmholtz'* „physiologische Optik" (1856—1866) faßte als klassisches Werk die ganze Lehre in sich zusammen.

Literatur (§ 297—319).

1. Zusammenfassende Darstellung: *Goldscheider:* Die Lehre von den spezifischen Energien der Sinnesnerven. Berlin 1881. — *Weinmann:* Die Lehre von den spezifischen Sinnesenergien. Hamburg u. Leipzig 1895. *Nagel:* Die Lehre von den spezifischen Sinnesenergien, in *Nagel*s Handb. d. Physiol. Braunschweig 1904. **3**, 1. — 2. *E. H. Weber:* Die Lehre vom Tastsinne und Gemeingefühle in Wagners Handwörterb. d. Physiol. **3**, 2. Abt. A. A. P. 1835, 152. — 3. *Fechner:* Elemente der Psychophysik. Leipzig 1860. 2. Aufl. Herausgegeben von Wundt. Leipzig 1889. — 4. Zusammenfassende Darstellung: *H. v. Helmholtz:* Handbuch d. physiolog. Optik. 1. Aufl. 1856. 3. Aufl. Hamburg u. Leipzig 1909—1911. — 5. *Laqueur:* Graefes Archiv **30**, 1884, 99. — 6. *Mörner:* Z. ph. Ch. **18**, 1894, 61, 213,

233. — 6a. *Gullstrand:* Arch. f. Ophthalm. **62**, 1905, 1. **66**, 1907, 141. — 7. *Salzer:* S. W. A. **81**, 3. Abt., 1880, 1. — 8. *Krause:* Handbuch der menschlichen Anatomie. 3. Aufl. 1879. **1**, 165. — 9. *Ramón y Cajal:* Die Retina der Wirbeltiere. Deutsch von Grecff. Wiesbaden 1894. — 10. *Dittler:* P. A. **120**, 1907, 44. — 11. *Schwalbe:* A. m. A. **6**, 1870, 1 u. 261. — 12. *Key* u. *Retzius:* A. m. A. **11**, 188. — 13. *Cahn:* Z. ph. Ch. **5**, 1881, 213. — 14. *v. Michel* u. *Wagner:* Arch. f. Ophthalm. **32**, 1886, 2. — 15. *Deutschmann:* Arch. f. Ophthalm. **27**, 1881, 2. — 16. *Dogiel:* P. A. **19**, 1879, 335. — 17. *Jesner:* P. A. **23**, 1880. 14. — 18. *Pautz:* Z. B. **31**, 1895, 212. — 19. *Kahn:* C. P. **25**, 1911, 106. — — 20. *Gruenhagen:* B. k. W. 1881. *Gruenhagen* u. *Jesner:* Centralbl. f. prakt. Augenheilk. **4**, 1880. — 21. Zusammenfassende Darstellung: *Leber:* Die Zirkulations- u. Ernährungsverhältnisse des Auges. Graefe-Saemisch: Handb. d. ges. Augenheilk. 2. Aufl. **2**, 1903. *Weiss* in Nagels Handbuch d. Physiologie. Braunschweig 1905. **3**, 2, 438. *Wessely:* E. P. **4**, 1905, 565. Zeitschr. f. Augenheilk. **25**, 1911, 4. *Friedemann* in Oppenheimers Handb. d. Biochem. Jena 1909, **3**, 2, 273. — 22. *Ehrlich:* D. m. W. 1882. — 23. *Leber* u. *Bentzen:* Arch. f. Ophthalm. **41**, 1895, 208. — 24. *Niesnamoff:* Arch. f. Ophthalm. **42**, 1896, 1. — — 25. *Hamburger:* Centralbl. f. prakt. Augenheilk. 1898. D. m. W. 1899, Nr. 22. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. **38**, 801. Sitz.-Ber. d. ophthalm. Ges. **30**, 246. B. k. W. 1909, 1402. C. P. **23**, 1909, 961. — 26. *Heisrath:* Arch. f. Ophthalm. **26**, 1880, 202. — 27. *Gauss:* Dioptrische Untersuchungen. Abh. d. königl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. 1838—43. — 28. Zusammenfassende Darstellung: *Schenek* in Nagels Handbuch d. Physiol. Braunschweig 1904. **3**, 30. *v. Rohr:* E. P. **8**, 1909, 541. — 29. *Mathiessen:* P. A. **19**, 1879, 480. **36**, 1885, 72. — 30. *Hirschberg:* C. m. W. 1874, Nr. 49. — 31. *Listing:* Beitrag z. physiol. Optik. Göttinger Studien 1845. Wagners Handwörterb. d. Physiol. **4**, 1853, 451. — 32. *Schlodtmann:* Arch. f. Ophthalm. **54**, 1902, 256. — 33. *Veraguth:* Zeitschr. f. Psychol. **42**, 1906, 162. — 34. *Grützner:* P. A. **121**, 1908, 298. — 35. *Stigler:* P. A. **130**, 1910. — 36. *Tschedmieisky:* Monatschr. f. Psych. u. Neurol. **29**, 1911, 237. — 37. Zusammenfassende Darstellung: *Einthoven:* E. P. **1**, 2, 1902, 680. — 38. *Hensen* u. *Völckers:* Experimentalunters. üb. d. Mechan. d. Akkommodat. Kiel 1868. Arch. f. Ophthalm. **19**, (1). **24**, (1). — 39. *Hess:* Arch. f. Ophthalm. **43**, (3), 1897, 477. — 40. *Heine:* C. P. **11**, 1897, 353. Arch. f. Ophthalm. **44**, (2), 1897, 299. **47**, 1899, 662. — 41. *Hess:* Arch. f. Augenheilk. **65**, 1910, 2. — 42. *Vierordt:* A. p. H. N. F. **1**, 1857, 17. — 43. *Aeby:* Z. r. M. N. F. **11**, 1861, 300. — 44. *Donders:* Nederl. Arch. v. Genees- en Natuurk. **2**. — 45. *Morat* u. *Doyon:* C. r. **112**, 1890, 1327. A. d. P. (5) **3**, 1891, 507. — 46. *H. Müller:* Correspondenzbl. f. Schweizer Ärzte 1891, Nr. 1. — 47. *Römer* u. *Dufour:* Arch. f. Ophthalm. **54**, 1902. — 48. *Beer:* P. A. **53**, 1893, 175. **58**, 1894, 523. **67**, 1897, 541. **69**, 1898, 507. **73**, 1898, 501. W. k. W. 1898, 972. — 49. *Heine:* Arch. f. Ophthalm. **45**, 1898. Mediz.-naturwiss. Arch. **1**, 1908, 323. C. P. **21**, 1907, 501. **22**, 1908, 335. — 50. *Hess:* Gesichtssinn in Wintersteins Handbuch d. vergl. Physiol. Jena 1912, **4**, 555. — 51. *Löhner:* Die Sehschärfe des Menschen u. ihre Prüfung. Leipzig u. Wien 1912. — 52. *Bumke:* Die Pupillenstörungen bei Geistes- u. Nervenkrankheiten (Physiologie u. Pathologie d. Irisbewegungen) **2**. Aufl. Jena 1911. — 53. *Knoll:* Eckhards Beitr. z. Anat. u. Physiol. **4**, 109. — 54. *Garten:* P. A. **68**, 1897, 68. — 55. *Schirmer:* D. m. W. 1902, Nr. 13. Arch. f. Ophthalm. **40**, 1894. — 56. *Sachs:* P. A. **52**, 1892, 79. — 57. *Abelsdorff:* Z. P. P. **22**, 1899, 81. — 58. *Pfister:* Arch. f. Kinderheilkunde. **26**, 1899, 11. — 59. *v. Gudden:* Ges. Abhandl., herausg. von Grashey, Wiesbaden 1889. — 60. *Hess:* Arch. f. Augenheilk. **60**, 1908, 327. — 61. *Steinach:* C. P. 1887, 105. P. A. **47**, 1890, 289. **52**, 1892, 495. — 62. *Piek:* Neurol. Centralbl. **19**, 1900, 930. — 63. *Piper* u. *Abelsdorff:* A. P. 1905, Suppl., 495. — 64. *Westphal:* Neurol. Centralbl. 1899, Nr. 4. B. k. W. 1901, Nr. 49. — 65. *Piltz:* Neurol. Centralbl. **18**, 1899, 496 u. 722. **19**, 1900, 837. — 66. *v. Vintschgau:* P. A. **26**, 1881, 324. **27**, 1882, 194. — 67. *Arlt:* Arch. f. Ophthalmologie 15 (1). — 68. *Albrecht:* In.-Diss. Rostock 1897. — 69. *Arnold:* Physiologie **2**, 1841. — 70. *Brown-Séquard:* C. r. 1847. C. r. soc. biol. 1849. J. d. P. **2**, 1859, 281 u. 451. — 71. *Gysi:* In.-Diss. Bern 1879. — 72. *Guth:* P. A. **85**, 1901, 119. — 73. *Gross:* P. A. **112**, 1906, 302. — 74. *Hertel:* Arch. f. Ophthalm. **65**, 1907, 107. — 75. *Magnus:* Z. B. **38**, 1899, 567. — 76. *Ehrmann:* A. P. P. **53**, 1905, 97. D. m. W. 1909. — 77. *Haab:* Festschr. z. Feier d. 50jährig. Doktorjubiläums Nägelis und Köllikers. Zürich 1891. — 78. *Bloch:* D. m. W. 1907, 1777. — 79. *Langley* u. *Anderson:* J. o. P. **13**, 1892, 554. — 80. *P. Schultz:* A. P. 1898, 47. Arch. f. Augenheilk. **40**, 1899. — 81. *Lewandowsky:* C. P. **12**, 1898, 599. A. P. 1899, 360. — 82. *Wessely:* Ber. über d. 28. Vers. d. ophthalm. Ges. Heidelberg 1901, 69. — 83. *Purkinje:* Beiträge z. Kenntnis d. Sehens. Prag 1819. Neue Beiträge z. Kenntnis d. Sehens in subjektiv. Hinsicht. Berlin 1825. — 84. *Burow:* A. A. P. 1854, 166. — 85. *Abelsdorff:* A. P. 1903, 366. *Abelsdorff* u. *Nagel:* Z. P. P. **34**, 1904, 291. — 86. *Vierordt:* A. p. H. 1856, Heft 2. — 87. *Klein:* A. P. 1910, 531. — 88. *Stigler:* P. A. **115**, 1906, 248. — 89. *Laiblin:* In.-Diss. Tübingen 1856. — 90. *Hess:* Arch. f. Ophthalm. **53**, 1901, 52. — 91. *Houdin:* C. r. **66**, 1868, 630. — 92. *Brückner:* P. A. **136**, 1911, 610. **142**, 1911, 241. — 93. *Czermak:* S. W. A. **27**, 1858, 78. Arch. f. Ophthalm.

7, (1), 1858, 147. — 94. *Berlin:* Arch. f. Ophthalm. **20**, (1), 1874, 89. — 95. *Feilchenfeld:* Arch. f. Augenheilk. **67**, 1910, 45. — 96. *Hess:* Arch. f. Augenheilk. **67**, 1910, 53. — 97. *Nagel:* Handbuch d. Physiologie. Braunschweig 1904. **3**, 7. — 98. *G. E. Müller:* Z. P. P. **14**, 329. — 99. *Schelske:* Arch. f. Ophthalm. **9**, (3), 1863, 39. **11**, (1), 1865, 171. — 100. *O. Schwarz:* Arch. f. Psych. u. Nervenkrankh. **21**, 1889, 500. — 101. *Haidinger:* Pogg. Ann. **63**, 1844, 29. **67**, 1846, 435. **68**, 1846, 73 u. 305. **70**, 1847, 403. **85**, 1850, 350. **88**, 1852, 451. **91**, 1854, 591. **93**, 1854, 318. **96**, 1854, 314. — 102. *Donders:* Onderzoek. ged. in het. Physiol. Labor. d. Utrecht. Hoogeschool. **6**, 153. — 103. *Helmholtz:* Beschreib. eines Augenspiegels z. Beobachtung d. Netzhaut im lebenden Auge. Berlin 1851. A. p. H. **2**, 1852, 827. — 104. *van der Hoeve:* Arch. f. Augenheilk. **70**, 1911, 155. — 105. *Donders:* vgl. unter 102, pag. 134. — 106. *Cl. du Bois-Reymond:* In.-Diss. Berlin 1881. — 107. *Exner:* S. W. A. **72**, 3. Abt., 1875. P. A. **38**, 1886, 217. — 108. *Aubert* u. *Förster:* Arch. f. Ophthalmologie. **3**, (2), 1857, 1. Pogg. Ann. **115**, 1862, 87. — 109. *Schön:* Klin. Monatsbl. 1873, 171. Die Lehre vom Gesichtsfeld u. seine Anomalien. Berlin 1874. — 110. *Hess:* Arch. f. Ophthalm. **35**, 1. — 111. *Lampel:* In.-Diss. Leipzig 1906. — 112. *Borschke:* Z. P. P. **34**, 1903, 1. **35**, 1904, 161. — 113. *Nagel:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. 1901, 879. **41**, 1904. — 114. *Feilchenfeld:* Zeitschr. f. Sinnesphysiol. **42**, 1908, 313. — 115. *Bloch:* C. r. soc. biol. **2**, 1885. — 116. *Charpentier:* Arch. d'Ophthalm. **10**, 1890, 110. — 117. *Asher:* Z. B. **35**. 1897, 394. — 118. *Uhthoff:* A. P. 1889, 171. Arch. f. Ophthalm. **34**, 1. — 119. *Brodhun:* Z. P. P. **3**, 1892, 97. — 120. *Green:* P. R. S. **84**, 1911, 116. — 121. *Watson:* P. R. S. **84**, 1911, 118. — 122. *Rayleigh:* P. R. S. **84**, 1911, 464. — 123. *Aubert:* P. A. **39**, 1886, 347. **40**, 1887, 459, 623. — 124. *Urbantschitsch:* P. A. **94**, 1903, 347. — 125. *Birch-Hirschfeld:* Arch. f. Ophthalm. **58**, 1904, 469. **59**, 1904, 229. — 126. *Setschenow:* Arch. f. Ophthalm. **5**, (2), 1859, 205. — 127. *Himstedt* u. *Nagel:* Festschr. d. Univers. Freiburg z. 50jähr. Regierungsjubil. d. Großherzogs. 1902, 259. — 128. *v. Frey* u. *v. Kries:* A. P. 1881, 336. — 129. *Hering:* S. W. A. **69**, 3. Abt., 1874. **98**, 3. Abt., 1889. — 130. *Sachs:* P. A. **50**, 1891, 574. — 131. *Th. Young:* Lectures on natural philosophy. London 1807. — 132. *H. Helmholtz:* A. A. P. 1852, 461. Poggend. Ann. **87**, 1852, 45. **94**, 1853, 1. — 133. *Schenck:* P. A. **118**, 1907, 129. — 134. *Hering:* S. W. A. **69**, 15. Mai 1874. **98**. 1889, 70. Lotos. N. F. **1**, 1880. **2**, 1882. **6**, 1885. **7**, 1887. P. A. **41**, 1887, 29. **42**, 1888, 488. — 135. *Holmgren:* Die Farbenblindheit in ihren Beziehungen zu den Eisenbahnen und der Marine. Leipzig 1878. *Nagel:* Die Diagnose der praktisch wichtigen angeborenen Störungen des Farbensinns. Wiesbaden 1899. Ärztliche Sachverständigen-Zeitung 1904. *Stargardt* u. *Oloff:* Diagnostik der Farbensinnstörungen. Berlin 1912. — 136. *Rayleigh:* Nature **25**, 1881, 64. — 137. *Nagel:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. **42**, 1904, 356. Z. P. P. **41**, 1906, 239, 319, 455. *Guttmann:* Z. P. P. **42**, 1907, 24 u. 250. — 138. *Burch:* J. o. P. **23**, 1898, Suppl., 26. C. P. **13**, 1899, 103. P. R. S. **68**, 1899, 35. — 139. *Beck:* P. A. **76**, 1899, 634. — 140. *Aubert:* Arch. f. Ophthalm. **3**, (2). — 141. *Lamansky:* Arch. f. Ophthalmologie. **17**, (1), 1871, 123. Pogg. Ann. **16**, (1), 1870, 251. — 142. Zusammenfassende Darstellung: *Tschermak:* E. P. **1**, 2, 1902, 695. *v. Kries* in Nagels Handbuch d. Physiologie. Braunschweig 1904. **3**, 168. — 143. Zusammenfassende Darstellung: *Nagel* in Handbuch d. Physiologie. Braunschweig 1904. **3**, 91. *Trendelenburg:* E. P. **11**, 1911, 1. — 144. *Boll:* Mon.-Ber. d. Preuß. Akad. d. Wiss. 1876, 783. A. P. 1877, 1. 1881, 1. — 145. *Kühne:* Hermanns Handbuch d. Physiol. Leipzig 1879. **3**, 235. — 146. *Garten:* Arch. f. Ophthalm. **63**, 1906, 112. — 147. *Ewald* u. *Kühne:* Unters. aus d. physiol. Inst. d. Univ. Heidelb. **1**, 1877, 138, 248, 370. *Ewald:* Beil. z. d. klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde. 1877, 105. — 148. *Stern:* Arch. f. Ophthalm. **61**, 1905, Heft 3. — 149. *Trendelenburg:* C. P. **17**, 1903, 720. Z. P. P. **37**, 1904, 51. — 150. *Hess:* C. P. **16**, 1902, 91. P. A. **109**, 1905, 393. — 151. *Köttgen* u. *Abelsdorff:* Z. P. P. **12**, 1896, 161. — 152. *Fujita:* Arch. f. vergl. Ophthalm. **2**, 1911, Nr. 2. — 153. *Herzog:* A. P. 1905, 413. — 154. *van Genderen Stort:* Onderzoek. Physiol. Laborat. Utrecht (3), **9**, 1883, 145. Arch. f. Ophthalm. **33**, 1887. — 155. *Engelmann:* P. A. **35**, 1885, 498. — 156. *Nahmmacher:* P. A. **53**, 1893, 375. — 157. *Heger* u. *Pergens:* Bull. Acad. méd. de Belgique (4) **10**, 1896, 167, 781. — 158. *Birch-Hirschfeld:* Arch. f. Ophthalm. **50**, 1900, 166. **63**, 1906, Heft 1. Z. B. **47**, 1906, 609. — 159. *Perlet:* Z. B. **52**, 1910, 365. — 160. *Angelucci:* A. P. 1878, 353. M. U. **14**, 1890, 237. — 161. *Dittler:* P. A. **117**, 1907, 295. — 162. *Piper:* Z. P. P. **31**, 161. — 163. *Charpentier:* De la vision avec les diverses parties de la rétine. Paris 1877. La lumière et les couleurs au point de vue physiologique. Paris 1888. A. d. P. **9**, 1877, 894. C. r. **86**, 1878, 120, 190, 1272. **88**, 1879, 189. **91**, 1880, 49 u. 995. **96**, 1883, 858, 1079, 1239. **97**, 1883, 1373 u. 1431. **99**, 1884, 87, 1061. **100**, 1885, 361 u. 1248. **101**, 1885, 182, 976. C. r. soc. biol. **2**, 1885, 310, 336 u. 475. Arch. d'ophth. 1882, 487. **3**, 1883, 12. **4**, 1884, 291, 400, 488. **6**, 1886, 27, 114, 196, 289, 294. **16**, 1896, 188, 337. — 164. *Parinaud:* Arch. gén. d. méd. 1881, 403. C. r. **93**, 1881, 286. **99**, 1884, 937. **101**, 1885, 821, 1078. Arch. d'ophth. **16**, 1896, 87. Revue scientif. **2**, 1893, 134. **4**, 1895, 709. La vision. Paris 1898. — 165. *v. Kries:* A. P. 1882, Suppl. C. P. **8**, 1895, 694. **10**, 1896, 1, 148, 745.

Z. P. P. **9**, 1896, 81. **15**, 1897, 247, 327. **25**, 1901, 225. Ber. d. naturf. Ges. z. Freiburg i. Br. **9**, 1894, Heft 2. Arch. f. Ophthalm. **42**, (3), 1896, 95. Theoret. Studien über d. Umstimmung d. Sehorgans. Festschr. d. Univ. Freiburg z. 50jährig. Regierungsjubil. 1901. — 166. *Fick:* P. A. **43**, 1888, 441. — 167. *Treitel:* Arch. f. Ophthalm. **33**, (1), 1887, 31. **33**, (2), 1887, 73. **35**, 1889, 50. — 168. *Tschermak:* P. A. **70**, 1898, 297. **82**, 1900, 559. Über physiol. u. pathol. Anpassung des Auges. Leipzig 1900. — 169. *Wölfflin:* Gräfes Arch. **77**, 1910, 464. — 170. *Hering:* Lotos. N. F. **6**. P. A. **41**, 1887, 1. **43**, 1888, 1. **49**, 1891, 563. **60**, 1895, 519. — 171. *Koster:* Arch. f. Ophthalm. **41**, (4), 1895, 1. Arch. d'ophthalm. **15**, 1895, 428. — 172. *König:* Festschr. f. Helmholtz. Hamburg 1891. — 173. *Kühne:* Unters. aus d. physiol. Inst. z. Heidelberg. **2**, 1882, 46. — 174. *Himstedt* u. *Nagel:* Ber. d. Naturf. Ges. Freiburg **11**, 1901. — 175. *M. Schultze:* A. m. A. **2**, 1866, 175. **3**, 215. — 176. *Uhthoff:* Z. P. P. **20**, 1899, 326. — 177. *Nagel:* Arch. f. Augenheilk. **44**, 1901, 153. — 178. *Hess* u. *Hering:* P. A. **71**, 1898, 105. — 179. *Gertz:* Arch. f. Augenheilk. **70**, 1911, 228. — 180. *v. Kries:* Klin. Monatsbl. f. Augenh. **49**, 1911, 241. — 181. Zusammenfassende Darstellung: *v. Kries:* Nagels Handbuch der Physiol. Braunschweig 1904, **3**, 205, 220, 232. — 182. *Paris:* Pogg. Ann. **10**, 1827, 480. — 183. *Plateau:* Pogg. Ann. **32**, 1833, 647. A. ch. ph. **53**, 1833, 304. — 184. *Stampffer:* Pogg. Ann. **29**, 1833, 189. **32**, 1833, 636. Die stroboskop. Scheiben oder optische Zauberscheiben, deren Theorie u. wissenschaftl. Anwendung. Wien 1833. — 185. *Charpentier:* C. r. **113**, 1891, 147. C. r. soc. biol. 1890, 10. u. 17. Mai 1891, 16., 23., 30. Mai. A. d. P. **24**, 1892, 541 u. 629. — 186. *Bidwell:* Nature **32**, 1885, 30. P. R. S. **56**, 1894, 132. — 187. *Hess:* P. A. **49**, 1891, 190. **101**, 1904, 226. Arch. f. Ophthalm. **40**, (2), 1894, 259. **44**, (3), 1897, 445. **51**, (2), 1900, 225. Z. P. P. **27**, 1901, 1. Arch. f. Augenheilk. **44**, (3), 1901, 245. — 188. *v. Kries:* Z. P. P. **12**, 1896, 81. **19**, 1899, 175. **25**, 1901, 239. **29**, 1902, 81. — 189. *Hamaker:* Z. P. P. **21**, 1899, 1. — 190. *Talbot:* Phil. Mag. (3), **4**, 1834, 113. — 191. *Marbe:* P. A. **97**, 1904, 335. **100**, 1904, 487. **102**, 1904, 473. — 192. *Martius:* P. A. **99**, 1904, 95. **101**, 1904, 554. — 193. *Schaternikoff:* Z. P. P. **29**, 241. — 194. *Schenck:* P. A. **64**, 1896, 165, 607. **68**, 1897, 32. **77**, 1899, 44. **82**, 1900, 192. **90**, 1902, 270. **104**, 1904, 243. **112**, 1906, 292. — 195. *Tschermak:* E. P. **2**, 2, 1903, 726. — 196. *Hering:* S. W. A. **66**, 1872, 5. **68**, 1873, 186, 229. **69**, 1874, 85, 179. **70**, 1874, 169. (Durchweg 3. Abt.) P. A. **40**, 1887, 172. **41**, 1887, 1, 91, 358. **42**, 1888, 119. **47**, 1890, 236. Z. P. P. **1**, 1890, 18. — 197. Zusammenfassende Darstellung: *Hering:* Hermanns Handbuch d. Physiol. Leipzig 1879. **3**, 343. *Zoth:* Nagels Handbuch d. Physiologie. Braunschweig 1904, **3**, 283. — 198. *Tuyl:* Arch. f. Ophthalm. **52**, 1901, 233. — 199. *Donders* u. *Doijer:* Derde Jaarlijksch Verslag betr. het Nederlandsch Gasthuis voor Ooglijders. Utrecht 1862, pag. 209. *Donders:* Die Anomalien der Refraktion u. Akkommodation 1866. — 200. *Volkmann:* L. B. **21**, 1869, 28. — 201. *Listing* in *Ruete:* Lehrbuch d. Ophthalmol. 2. Aufl. 1854, pag. 37. — 202. *Skrebitzky:* Arch. f. Ophthalm. **17**, (1), 1871, 107. — 203. *Nagel:* Arch. f. Ophthalm. **17**, (1), 1871, 237. — 204. *Fick:* Z. r. M. N. F. **4**, 1854, 801. — 205. *Ruete:* Ein neues Ophthalmotrop. Leipzig 1857. — 206. *Hofmann* u. *Bielschowsky:* P. A. **80**, 1900, 1. *Hofmann:* E. P. **2**, 2, 1903, 799. — 207. Zusammenfassende Darstellung: *Zoth* in Nagels Handbuch d. Physiologie, Braunschweig 1905. **3**, 393. — 208. *Joh. Müller:* Beitr. z. vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Leipzig 1826. — 209. *Wheatstone:* Phil. Transact. 1838, Part. **2**, 371. Pogg. Ann. **47**, 1839, 625. Philos. Mag. (4), **3**, 1852, 149, 504. — 210. *Brewster:* Edinb. Philos. Trans. **15**, 1844. Philos. Mag. **24**, 1844, 356. — 211. *Rollmann:* Pogg. Ann. **89**, 1853, 350. **90**, 1853, 186. — 212. *Hardie:* Philos. Mag. (4), **5**, 1853, 442. — 213. *v. Helmholtz:* Pogg. Ann. **101**, 1857, 494. **102**, 1857, 167. — 214. *Dove:* Pogg. Ann. **83**, 1850, 169. Berl. Monatsber. 1851, 252. — 215. *Panum:* Physiol. Unters. über d. Sehen mit zwei Augen. Kiel 1858. — 216. *H. Meyer:* A. p. H. 1842, 316. — 217. *Kahn:* A. P. 1907, 56. — 218. *Rollett:* S. W. A. **42**, 1860, 488. Physiolog. Versuche über binoculares Sehen. Wien 1862. — 219. *Zoth:* P. A. **78**, 1899, 363. **88**, 1902, 201. **103**, 1904, 133. Vgl. *Mayr:* P. A. **101**, 1904, 349. *Filehne:* A. P. 1910, 392, 523. — 220. *Henke:* Arch. f. Ophthalm. **4**, (2), 70. — 221. *Scimeni:* A. P. 1892, Suppl., 291. — 222. *Gad:* A. P. 1883, Suppl., 69. Festschrift f. A. Fick, pag. 31. — 223. *Seek:* Eckhards Beitr. z. Anat. u. Physiol. **9**, 1. — 224. *Bechterew* u. *Mislawsky:* Neurol. Centralbl. **10**, 481. — 225. *Magaard:* V. A. **89**, 1882, 258. — 226. *Frerichs:* Wagners Handwörterbuch d. Physiol. **3**, 1, 1846, 618. — 227. *Hesse:* Das Sehen d. niederen Tiere. Jena 1908. — 228. *Exner:* S. W. A. **72**, 1875. P. A. **38**, 1886, 274. **39**, 1886, 244. Die Physiologie der facettierten Augen. Leipzig und Wien 1896. — 229. *Arenfeld:* C. P. **10**, 1896, 147 u. 436. — 230. *Magnus:* P. A. **92**, 1902, 623.

Der Gehörssinn.[1]

320. Physikalische Vorbemerkungen. Erregung des Gehörnerven. Schalleitung.

Der Schall. Physikalische Vorbemerkungen. — Der Schall entsteht durch Schwingungen elastischer Körper. Diese erzeugen in der umgebenden Luft abwechselnde Verdichtungen und Verdünnungen, also Wellen, in denen die Teilchen longitudinal, nämlich in der Richtung der Fortpflanzung des Schalles, schwingen. Um den Ursprungspunkt des Schalles bilden diese Verdichtungen und Verdünnungen konzentrische Kugelschalen, welche die Schallschwingungen bis zu unserem Ohre fortpflanzen. Die Schwingungen der tönenden Körper sind sogenannte stehende Schwingungen, d. h. alle Teilchen derselben befinden sich stets in derselben Phase der Bewegung, indem sie gleichzeitig in Bewegung geraten, gleichzeitig das Schwingungsmaximum erreichen und gleichzeitig auch wieder von hier zurückkehren, wie z. B. die Teilchen eines tönenden, schwingenden Metallstabes. Also wird durch stehende Schwingungen elastischer Körper der Schall erzeugt, — fortgepflanzt wird er durch fortschreitende Wellenbewegung elastischer Medien (gewöhnlich der Luft).

Wellenlänge der Töne. Die Wellenlänge eines Tones, d. h. der Abstand von einem Dichtigkeitsmaximum bis zum folgenden in der Luft (oder zweier Verdichtungskugelschalen der Luft) ist der Schwingungsdauer des Körpers proportional, dessen Schwingungen die Schallwellen erzeugen. Ist λ die Wellenlänge eines Tones, t in Sekunden ausgedrückt die Dauer einer Schwingung des die Welle erzeugenden Körpers, dann ist $\lambda = n\ t$, worin $n = 340\ m$ gleich der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Schalles in der Luft in einer Sekunde ist. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Schalles im Wasser wurde $= 1435\ m$ in einer Sekunde gefunden (also gegen viermal größer als in der Luft); in den schwingungsfähigeren unter den festen Körpern pflanzt er sich 7—18mal schneller als in der Luft fort. — Am wenigsten geschwächt bei der Fortleitung wird der Schall, wenn er dauernd in demselben Medium verbleibt; tritt jedoch der Schall von einem Medium in ein anderes, so findet stets eine Schwächung desselben statt.

Reflexion. Reflexion der Schallwellen erfolgt dann, wenn sie gegen ein festes Hindernis stoßen; dabei ist stets der Reflexionswinkel dem Einfallswinkel gleich.

Erregung des Hörnerven. Die normalen Erreger des Gehörnerven sind die Schallschwingungen; diese sollen die Endapparate des N. acusticus (N. cochlearis, § 266), welche innerhalb der wässerigen Endolymphe des Labyrinthes des inneren Ohres auf membranösen Ausbreitungen der Schnecke angeordnet sind, in Mitbewegung versetzen. Es sind daher zunächst die Schallschwingungen dem Labyrinthwasser mitzuteilen, welches, hierdurch in Wellenbewegungen versetzt, die Nervenendigungen zu Mitbewegungen veranlaßt. Die Erregung des Gehörnerven geht also vor sich durch mechanische Reizung infolge der Wellenbewegung des Labyrinthwassers.

Das Wasser des Labyrinthes ist ringsum von der außerordentlich festen und harten Knochenmasse des Felsenbeines umgeben (Fig. 257). An einer kleinen, dreiseitig rundlichen Stelle *(r)* (Fenestra rotunda) wird die Begrenzung durch ein zartes, nachgiebiges Häutchen gebildet, welches an seiner anderen Seite die Luft der Paukenhöhle *(P)* hat. — Unfern des runden Fensters befindet sich die Fenestra ovalis *(o)*, in welcher die Trittplatte des Stapes *(s)* vermittelst eines nachgiebigen, häutigen Saumes eingesetzt ist. Auch diese Begrenzung hat an der vorderen Seite die Luft der Paukenhöhle. Da somit das Labyrinthwasser an jenen zwei Stellen von einer nachgiebigen Begrenzung eingeschlossen ist, so ist dadurch das Wasser selbst einer oszillierenden Bewegung fähig gemacht, da ja den Bewegungen desselben jene nachgiebigen Begrenzungsschichten zu folgen imstande sind.

Die Schallschwingungen können das Labyrinthwasser auf zwei verschiedenen Wegen in Wellenbewegungen versetzen:

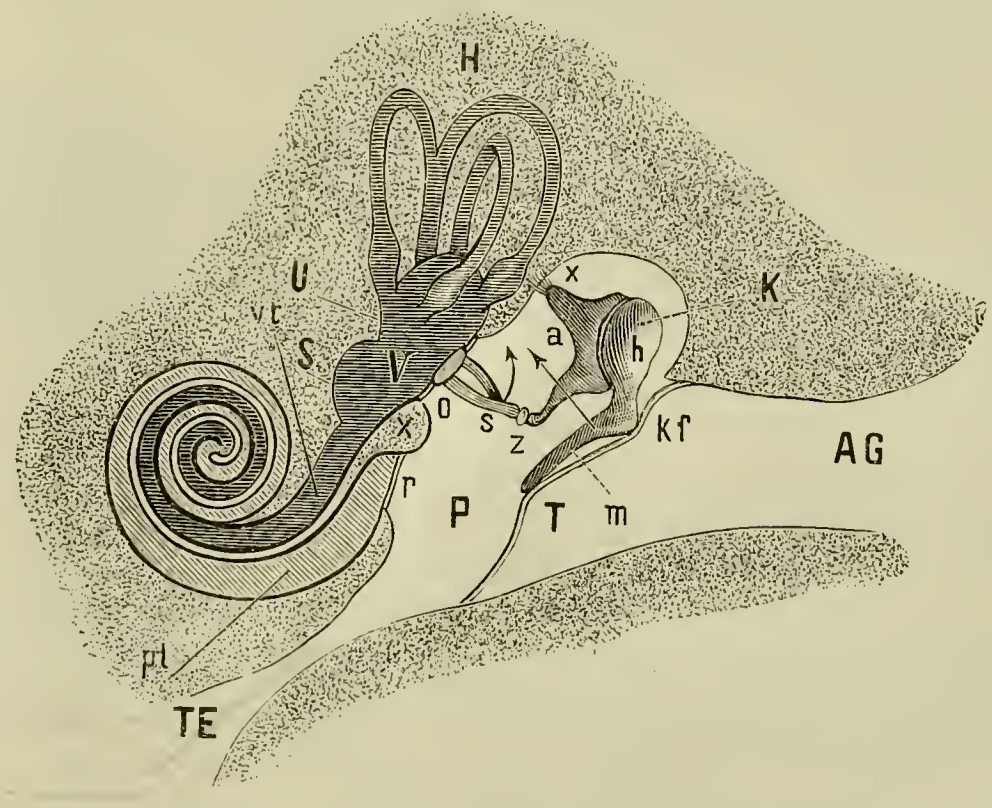
Leitung durch den äußeren Gehörgang.

1. Die normale Leitung (Luftleitung) — beim gewöhnlichen Hören durch den äußeren Gehörgang geschieht in der Weise, daß die Schwingungen der Luft zuerst das Trommelfell (Fig. 257 *T*) in Schwingungen versetzen, dieses den anliegenden Hammer *(h)* und weiter den Amboß *(a)* und Steigbügel *(s)*, welcher endlich die Schwingungen seiner Trittplatte auf das Wasser des Labyrinthes überträgt. Die Kette der Gehörknöchelchen und das Labyrinthwasser schwingen dabei als Ganzes hin und her; die Übertragung erfolgt nicht etwa in Form von Molekularschwingungen. Es folgt das daraus, daß die Ausdehnung der in Betracht kommenden Teile des mittleren und inneren Ohres außerordentlich gering ist gegenüber der Wellenlänge der Töne.

Leitung durch die Kopfknochen.

2. Die Leitung durch die Kopfknochen (Knochenleitung). — Diese findet statt: a) wenn tönende feste Körper direkt auf die Teile des Kopfes aufgestellt werden (direkte Knochenleitung) [z. B. eine Stimmgabel; hierbei pflanzt sich der Schall am intensivsten in der Richtung des verlängerten Stimmgabelstieles fort (*Lucae*[2], *Kessel*[3])], oder wenn der Schall sich durch Flüssigkeiten (z. B. durch Wasser, unter welches der Kopf untergetaucht gehalten wird) bis zum Kopfe fortpflanzt; — b) wenn Schallwellen aus der Luft auf die Kopfknochen übergehen (indirekte Knochenleitung). Nach *Mader*[4] können die Schädelknochen von relativ schwachen Schallwellen der Luft in ziemlich erhebliche Schwingungen versetzt werden. Dieser Vorgang muß beim gewöhnlichen Hören neben der Luftleitung regelmäßig mit in Betracht kommen. Dieser Übergang der Schallwellen aus der Luft auf die Kopfknochen erfolgt am leichtesten bei hohen Tönen. — Die Kopfknochen leiten die Schallwellen entweder unmittelbar zur knöchernen Labyrinthwand (rein ossale Leitung) — oder sie übertragen die Schwingungen auf die Luft im mittleren Ohr und im Gehörgange, und dadurch auf das Trommelfell, so daß nun die Erregung wie normal stattfindet (cranio-tympanale Leitung).

Fig. 257.



Schema des Gehörorganes. *AG* äußerer Gehörgang. *T* Trommelfell. *K* Hammer mit Kopf *(h)*, kurzem Fortsatz *(kf)* und Manubrium *(m)*. *a* Amboß mit kurzem Fortsatz *(x)* und langem Fortsatz, welcher durch das *Sylvius*sche Knöchelchen *(z)* mit dem Steigbügel *(s)* verbunden ist. *P* Paukenhöhle, *o* ovales Fenster, *r* rundes Fenster, *X* Beginn der Lamina spiralis der Schnecke, *pt* deren Paukentreppe und *vt* deren Vorhofstreppe. *V* Vorhof, *S* Sacculus, *U* Utriculus, *H* halbzirkelförmige Kanäle. *TE* Tuba *Eustachii*. Der lange Pfeil entspricht dem Zuge des M. tensor tympani, der kurze, gebogene dem des M. stapedius.

Setzt man eine schwingende Stimmgabel auf den Schädel und verschließt nun das eine Ohr mit dem Finger, so wird der Ton lauter gehört und scheint in das betreffende Ohr hinein verlegt (*Weber*scher[5] Versuch). Die Erscheinung wird verschieden erklärt. Nach *Mach*[6] fließt der Ton der Gabel, der auf die Luft des Gehörganges übertragen wird, bei *Weberscher Versuch.*

offenem Ohr aus demselben nach außen ab, bei verschlossenem Ohr wird dieser Austritt der Schallwellen gehindert und dadurch die Intensitätszunahme bedingt. Nach anderen wird die Intensitätszunahme durch eine Reflexion der Schallwellen an der den Ohreingang verschließenden Fläche bedingt.

Auch unter den günstigsten Verhältnissen liefert die Leitung durch die Kopfknochen für die Erregung der Gehörnerven weniger günstige Bedingungen als die Leitung des Schalles durch den Gehörgang. Läßt man z. B. zwischen den Zähnen eine Stimmgabel verklingen, bis man sie nicht mehr hört, so vernimmt man noch deutlich ihren Ton, wenn man sie nun schnell vor das Ohr bringt (*Rinne*scher[7] Versuch).

Rinnescher Versuch.

Durch die Knochenleitung findet auch eine Schallübertragung von Ohr zu Ohr statt. Schallwellen, welche einseitig einer Felsenbeinpyramide zugeleitet werden, werden besonders gut auf die andere Pyramide übertragen, viel schlechter auf die übrigen Teile des Kopfes (*H. Frey*[8]).

Ist bei Schwerhörigen die Leitung und das Hören durch die Kopfknochen noch normal, so ist die Ursache der Schwerhörigkeit nicht im nervösen Teile des Ohres, sondern in den von außen her den Schall leitenden Apparaten zu suchen.

Direkte Leitung von der Luft aus auf die Fenster.

Bei Menschen, bei welchen infolge von destruktiven Erkrankungen im mittleren Ohre Trommelfell und Gehörknöchelchen zerstört sind, kann die Erregung des Gehörapparates (freilich stets nur in geschwächter Weise) auch noch in der Art vor sich gehen, daß die Schwingungen der Luft sich direkt auf die Membran des runden Fensters *(r)* und die Verschlußteile des ovalen Fensters *(o)* übertragen.

321. Ohrmuschel. — Äußerer Gehörgang.

Ohrmuschel.

Beim Fehlen der **Ohrmuscheln** — hat man die Gehörtätigkeit nicht nachweisbar alteriert gefunden, es ist daher die physiologische Funktion derselben jedenfalls nur gering. Man hat zwar aus den Vorsprüngen und Vertiefungen derselben auf eine günstig wirkende Reflexion der Schallstrahlen schließen wollen *(Boerhave)*. Zahlreiche Schallstrahlen werden offenbar unter gleichem Reflexionswinkel nach außen wieder reflektiert; diejenigen Strahlen aber, welche die vertiefte Concha treffen, sollten gegen den Tragus geworfen werden, um von diesem in den äußeren Gehörgang reflektiert zu werden. Auch wurde in Erwägung gezogen, ob nicht die Muschel durch Mitschwingung den Schall verstärken hilft. Wurden die Vertiefungen der Muschel mit Wachs bis auf den Eingang zum Gehörgang ausgegliehen, so will *Schneider*[9] das Gehör etwas geschwächt, *Harless*[10] und *Esser*[11] dasselbe jedoch unverändert gefunden haben. Gegen die Annahme einer wirksamen Reflexion der Schallstrahlen sowohl von Teilen der Muschel, als auch von den Wänden des Gehörganges macht *Mach*[12] jedoch wohl mit Recht das Bedenken geltend, daß im Verhältnis zur Wellenlänge der Klänge die räumlichen Verhältnisse dieser Teile zu klein seien.

Muskeln der Ohrmuschel.

Die **Muskeln des äußeren Ohres** und die durch dieselben etwa bedingten Bewegungen und Formveränderungen des Ohres haben beim Menschen keinerlei Einfluß auf das Hören; wohl aber bei manchen Tieren. Die Muskeln wirken hier einmal als Richtungsgeber für die Muschel, um die Öffnung der Schallquelle zuzuwenden (Ohrenspitzen) oder von ihr abzuwenden. Ferner vermögen Muskeln den Binnenraum der Muscheln zu erweitern oder zu verengern. Bei manchen tauchenden Tieren kommen sogar klappenartige Verschlüsse des Gehörganges vor. Die Muschel des Menschen muß als ein zwar noch typisch ausgebildetes, aber funktionell verkümmertes Organ aufgefaßt werden.

Äußerer Gehörgang.

Der (21—26 *mm* lange, an seiner äußeren Öffnung 8—9 *mm* hohe und 6—8 *mm* breite) **äußere Gehörgang** — ist der Leiter der Schallwellen zum Trommelfell. Da er eine leicht spiralige Windung hat (um hinein zu sehen, ziehe man die Muschel aufwärts!), so fallen fast alle Schallstrahlen zuerst gegen seine Wand und werden von hier gegen das Trommelfell reflektiert.

Verstopfungen des Gehörganges, zumal durch verhärtete Pfröpfe eingedickten Ohrenschmalzes — (abgesondert von den schweißdrüsenähnlichen Glandulae ceruminosae) können das Hören stark behindern.

322. Das Trommelfell.

Gestalt und Lage.

Das **Trommelfell** — (Fig. 259), eine in einem besonderen knöchernen Falz mit verdicktem Saume ziemlich schlaff ausgespannte, elastisch unnachgiebige und fast unausdehnbare Membran, ist etwa 0,1 *mm* dick, 50 mm^2 groß (bei kleinen Tieren nicht viel

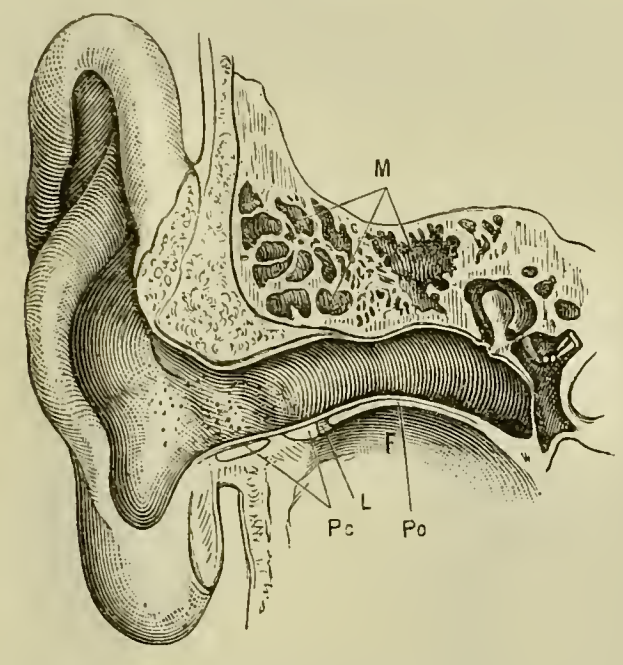
kleiner), von elliptischer Gestalt (größerer Durchmesser 9,5—10 *mm*; kleinerer 8 *mm*) und im Grunde des äußeren Gehörganges schräg unter einem Winkel von 40° von oben und außen nach unten und innen gerichtet. Beide Trommelfelle konvergieren nach vorn so, daß die verlängerten Richtungen beider sich unter einem Winkel von 130—135° schneiden würden. Die schiefe Stellung ermöglicht es, daß das Trommelfell eine größere Fläche einnehmen kann, als wenn es senkrecht gespannt wäre; so können nun viel mehr Schallstrahlen auf seine Fläche senkrecht einfallen. Die Membran ist nicht eben ausgespannt, sondern etwas unterhalb der Mitte (Nabel) durch den angewachsenen Handgriff des Hammers nach innen gezogen; außerdem buchtet der kurze Fortsatz des Hammers am oberen Rande die Membran etwas hervor (Fig. 257 und 263).

Funktion des Trommelfelles.

Das Trommelfell fängt die in den äußeren Gehörgang eingedrungenen Schallstrahlen auf und wird durch sie in Schwingungen versetzt, welche nach Zahl und Amplitude den schwingenden Bewegungen der Luft entsprechen. *Politzer*[13] verband das mit dem Trommelfell in Verbindung stehende Gehörknöchelchen einer Ente mit einer Schreibvorrichtung und konnte so bei Angabe eines Tones die durch denselben hervorgerufenen Schwingungen der Membran aufzeichnen. Entsprechend den Verdichtungen und Verdünnungen der Luft schwingt das Trommelfell (wegen seiner sehr geringen Dimensionen in der Richtung der Schallwellen) in toto hin und her. Es ist dazu besonders geeignet, weil sich bei dieser Bewegung demselben relativ geringe Widerstände entgegenstellen.

Schwingungen desselben.

Fig. 258.



Der äußere Gehörgang und die Paukenhöhle.

M Knochenräume im Felsenbein, — *Pc* knorpeliger Teil des Ganges, — *Po* knöcherner Teil desselben, — *L* membranöse Vereinigung zwischen beiden, — *F* Gelenkgrube für den Unterkieferkopf (nach *Urbantschitsch*).

Lucae[14] zeigte, daß man bei Beobachtung des beleuchteten Trommelfells mittels des Otostroboskopes, einer stroboskopischen Scheibe, ähnlich der, mit welcher man die Bewegungen der Stimmbänder beobachtet (pag. 538), die Schwingungen des Trommelfells direkt sehen kann.

Eigenschwingungen gespannter Membranen.

Gespannte Saiten und Membranen werden im allgemeinen nur dann in wirklich bedeutende Mitschwingungen versetzt, wenn sie von Tönen getroffen werden, welche mit ihrem Eigentone übereinstimmen oder deren Schwingungszahl die Vielfache der Schwingungszahl ihres Eigentons ist (Oktave, Duodecime etc.). Von anderen Tönen getroffen, werden sie nur unerheblich zur Mitbewegung gebracht. Ein einfacher Versuch zeigt dies: spannt man über einen Zylinder oder Trichter eine Membran, deren Mitte ein an einem Kokonfaden herabhängendes Siegellackknöpfchen leicht berührt, so bleibt dieses ziemlich in Ruhe, wenn Töne in der Umgebung erklingen; sobald jedoch der Eigenton jener Vorrichtung angegeben wird, gerät das Knöpfchen, durch starke Schwingungen der Membran gestoßen, in lebhafte Bewegung.

Eigenschwingungen des Trommelfelles.

Übertragen wir diese Verhältnisse auf das Trommelfell, so würde dieses ebenso in sehr starke Schwingungen versetzt werden, wenn der Eigenton desselben erklänge, jedoch nur in geringe bei der Angabe anderer Tonlagen. Dies würde für das Hören eine enorme Ungleichheit mit sich bringen. Diese Ungleichheit wird beim Trommelfell dadurch ausgeglichen, daß den Schwingungen des Trommelfelles Widerstände bereitet sind

Mäßigung der Schwingungen des Trommelfells durch Dämpfung.

durch die mit demselben in Verbindung stehende Kette der Gehörknöchelchen. Durch sie ist eine Dämpfungsvorrichtung gegeben, welche bewirkt, daß (wie gedämpfte Membranen überhaupt) das Trommelfell für seinen Eigenton nicht exzessiv mitschwingen kann. Die Dämpfung bewirkt außerdem aber, daß auch für alle übrigen Töne die Mitschwingungen geringer ausfallen müssen. Hierdurch werden also alle Schwingungen des Trommelfelles gemäßigt, besonders aber wird die exzessive Mitschwingung bei Angabe des Eigentons herabgesetzt. Es ist somit die Membran geeigneter gemacht, bei den Schwingungen jeder verschiedenen Wellenlänge gleichmäßiger, allerdings in geringerem Maße, mitzuschwingen. Die Dämpfung verhindert außerdem auch sehr wirksam die störenden Nachschwingungen.

Unvollständige Dämpfung des Trommelfelles für Eigenschwingungen.

Es ist, wie *v. Helmholtz*[15] betont hat, die stärkere Mitschwingung des Trommelfelles für seinen Eigenton nicht völlig durch die beschriebene Dämpfung ausgeglichen. Er

Fig. 259.

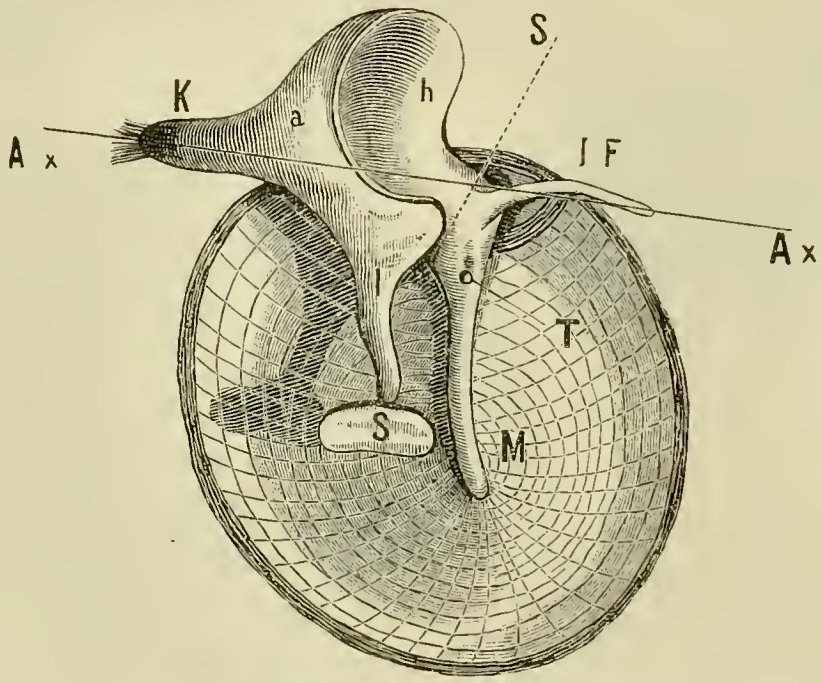


Fig. 260.

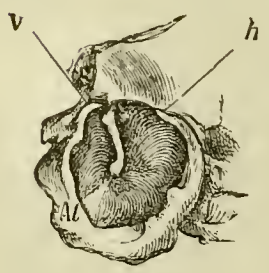


Fig. 261.

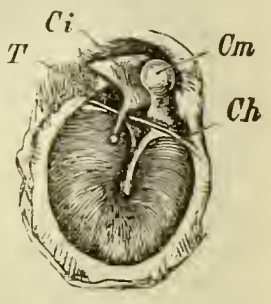


Fig. 259. Trommelfell und Gehörknöchelchen (links) von innen (von der Paukenhöhle aus) gesehen. *M* Manubrium des Hammers, *T* Insertion des Tensor tympani. *h* Hammerkopf, *lF* langer Fortsatz des Hammers, *a* Amboß mit dem kurzen *(K)* und dem langen *(l)* Fortsatz. *S* Steigbügelplatte. *Ax . Ax* ist die gemeinsame Drehachse der Gehörknöchelchen, *S* die Sperrzahnvorrichtung zwischen Hammer und Amboß.

Fig. 260. Trommelfell eines Neugeborenen von außen gesehen, mit durchscheinendem Hammergriff. *At* Annulus tympanicus mit seinem vorderen *(v)* und hinteren *(h)* Ende.

Fig. 261. Trommelfell und Gehörknöchelchen (links) von innen gesehen: *Ci* Amboß, *Cm* Hammer, *Ch* Chorda tympani, *T* taschenartige Vertiefung (nach *Urbantschitsch*).

macht darauf aufmerksam, daß die meisten Menschen die Töne der viergestrichenen Oktave *e* und *g* besonders gellend und schmetternd hören (z. B. die Schrilltöne der Heimchen), und vermutet daher, daß in dieser Tonhöhe der Eigenton des Gehörapparates samt dem Trommelfelle liege, so daß letzteres bei Angabe dieser Töne besonders stark mitschwinge.

Nach *Kessel*[3] kommt den einzelnen Trommelfellpartien ein selbständiges Verhalten dem Schalle gegenüber zu: die kürzesten Radiärfasern desselben an dem oberen Teile des vorderen Segmentes und an der oberen Abteilung schwingen mit den höchsten Tönen, die längsten Fasern hingegen am hinteren Segmente mit den tiefsten Tönen. Am oberen Teile des hinteren Segmentes sollen auch die Geräusche übertragen werden: daher werden tiefe Töne durch Geräusche leicht gestört und ausgelöscht.

Nach *Fick*[16] besitzt das Trommelfell neben der Eigenschaft, alle Schwingungen annähernd gleich gut aufzunehmen, zugleich noch die Eigenschaft eines Resonanzapparates, d. h. es läßt die Summierung der Energie aufeinander folgender Schwingungen zu. Dies verdankt das Trommelfell seiner trichterförmig eingezogenen Gestalt sowie dem radiusartig eingefügten, starren Hammergriffe, wie künstlich konstruierte Modelle zeigten.

Pathologisches.

Pathologisches: — Verdickungen und Unnachgiebigkeit des Trommelfelles vermindern die Schärfe des Gehöres infolge der geringeren Schwingungsfähigkeit; Löcher und Substanz-

verluste schwächen ebenso. Bei umfangreichen Zerstörungen hat man sogar ein künstliches Trommelfell in den Gehörgang geschoben, dessen Schwingungen bis zu einem gewissen Grade die des verloren gegangenen ersetzen.

323. Die Gehörknöchelchen und ihre Muskeln.

Funktion der Gehörknöchelchen.

Die Gehörknöchelchen haben eine doppelte Funktion: — 1. Sie übertragen durch die von ihnen gebildete „Kette“ die Schwingungen des Trommelfelles auf das Labyrinthwasser. — 2. Sie bieten Angriffspunkte für die Muskeln des mittleren Ohres dar, welche durch sie spannungsverändernd auf das Trommelfell und druckverändernd auf das Labyrinthwasser wirken.

Anordnung und Mechanik der Knöchelchen.

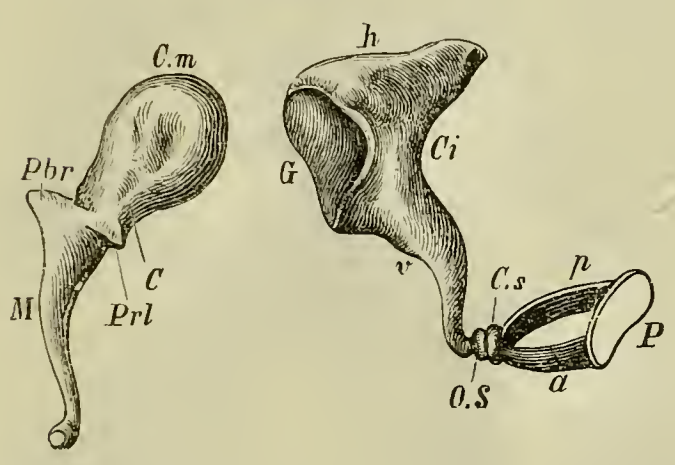
Gestalt und Lage der Gehörknöchelchen gehen aus Fig. 262 u. 263 hervor; sie bilden eine gegliederte Kette, welche das Trommelfell (Fig. 263 *M*) durch Hammer *(h)*, Amboß *(a)*, Stapes *(S)* mit dem Labyrinthwasser in Verbindung setzt. — Besondere Beachtung verdient der Bewegungsmodus der Knöchelchen. Der Stiel des Hammers (Fig. 263 *n*) ist mit den Fasern des Trommelfells fest verwachsen. Außerdem ist der Hammer durch Bänder fixiert, welche ihm die Richtung seiner Bewegung vorschreiben. Zwei Bänder: das Lig. mallei anticum (vom Processus Folianus ausgehend) und das posticum (von einer kleinen Crista des Halses entspringend), stellen vereint ein gemeinsames „Achsenband“ dar (*v. Helmholtz*[15]), welches in der Richtung von hinten nach vorn (also parallel der Fläche des Trommelfelles) durch die Paukenhöhle zieht. Der Hals des Hammers liegt zwischen den Insertionen der beiden Bänder. Das vereinigte Band gibt für die Bewegung des Hammers die „Drehachse“ ab. Wird der Handgriff des Hammers nach innen gezogen, so wird natürlich der Kopf desselben die entgegengesetzte Bewegung, nämlich nach außen, machen müssen. — Der Amboß *(a)* ist durch ein Band, welches seinen kurzen Fortsatz an der Wand der Paukenhöhle, vor dem Eingang zu den Warzenfortsatz-Zellen befestigt *(k)*, in seiner Lage nur teilweise fixiert. Wesentlich trägt ihn die nicht sehr straffe Gelenkverbindung mit dem Kopfe des Hammers *(h)*, der sich mit seiner sattelförmigen Gelenkfläche in die Höhlung des Amboß legt. Besonders aufmerksam muß gemacht werden auf die nach Art eines Sperrzahnes wirkende, untere Kante des Ambußrandes (Fig. 259 *S*). Diese bewirkt, daß bei der Bewegung des Handgriffes des Hammers nach dem Innern der Paukenhöhle zu der Amboß, und zwar der parallel mit dem Manubrium des Hammers gerichtete, lange Fortsatz *(l)* desselben, der unter fast rechtem Winkel den Steigbügel *(S)* durch Vermittlung des *Sylvius*schen Knöchelchens (Fig. 263 *s*) trägt, ebenfalls nach innen gedrängt wird. Wenn jedoch (etwa durch Verdichtung der Luft in der Paukenhöhle) das Trommelfell samt dem Handgriff des Hammers nach auswärts bewegt wird, so braucht der lange Amboßfortsatz diese

Hammer.

Amboß.

Linsenknöchelchen und Steigbügel.

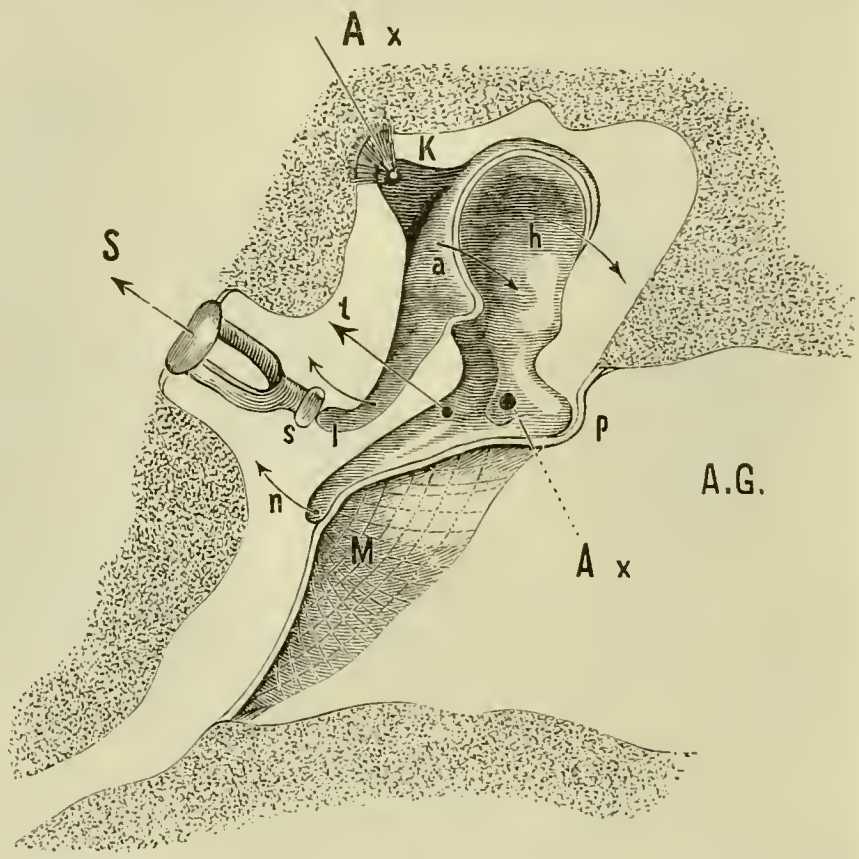
Fig. 262.



Die Gehörknöchelchen (rechts): *C. m* Caput, *C* Collum, *Pbr* Processus brevis, *Prl* Processus longus, *M* Manubrium des Hammers. — *Ci* Körper, *G* Gelenkfläche, *h* kurzer und *v* langer Fortsatz des Amboß. — *O. s* Os lenticulare. — *C. s* Kopf, *a* vorderer und *p* hinterer Schenkel, *P* Platte des Steigbügels.

Bewegung nicht mitzumachen, da sich ja nur der Hammer von der als Sperrzahn wirkenden Kante des Amboß wegbewegt. Es kann daher dann nicht zu einer Zerrung am Steigbügel und somit nicht zu einer störenden Erschütterung des Labyrinthwassers kommen. Hammer und Amboß stellen, wie *Ed. Weber*[17] zutreffend dargelegt hat, einen Winkelhebel dar, dessen Bewegung um eine gemeinsame Achse (Fig. 259 und 263 *Ax, Ax*) geschieht. Bei der Bewegung nach innen folgt der Amboß dem Hammer, als wenn beide ein einheitliches Stück wären. Die gemeinsame Achse (Fig. 259) ist aber nicht das Achsenband des Hammers, sondern sie wird gebildet vorn durch den nach vorn gerichteten Processus Folianus *(l F)* und hinten durch den nach hinten gerichteten, kurzen Fortsatz des Amboß *(K)*. Die Drehung beider Knöchelchen um diese Achse findet statt in einer Ebene, welche senkrecht auf der Ebene des Trommelfelles steht. Bei der Drehung führen natürlich die oberhalb dieser Achse liegenden Teile (Hammerkopf und oberer Teil des Amboßkörpers) die entgegengesetzte Bewegung aus, als die unterhalb derselben liegenden (Manubrium mallei und Processus longus incudis), wie in Fig. 263 durch die Richtung der Pfeile angegeben ist. Der Bewegung des Hammergriffes muß das Trommelfell (und vice versa) folgen; mit der Exkursion des langen Amboßfortsatzes ist notwendig die des Stapes verknüpft. — Da der lange Fortsatz des Amboß nur zwei Drittel der Länge des Hammergriffes hat (Fig. 259, 262, 263), so wird die Exkursion der Spitze des ersteren, und mit ihm die des Steigbügels dem Maßverhältnis entsprechend geringer sein müssen als die Bewegung der Spitze des Manubrium mallei, dagegen wird die Kraft der Bewegung entsprechend der Verkleinerung der Exkursion vergrößert.

Fig. 263.



Paukenfell und Gehörknöchelchen (links) vergrößert. *A. G.* äußerer Gehörgang. *M* Membrana tympani, welcher das Manubrium mallei *(n)* und der Processus brevis *(p)* anliegt, *h* Hammerkopf, *a* Amboß, *k* kurzer Fortsatz desselben mit dem Haftbande, *l* langer Fortsatz, *e Sylvius*sches Knöchelchen, *S* Stapes. — *Ax . Ax* ist die Drehachse der Gehörknöchelchen (sie ist perspektivisch gezeichnet und muß durch die Fläche des Papieres gesteckt gedacht werden), *t* Zugrichtung des M. tensor tympani. Die übrigen Pfeile zeigen die Bewegung der Gehörknöchelchen an beim Zuge des Tensor.

Schwingungsmodus der Knöchelchen.

Bewegungen des Trommelfelles nach innen haben somit weniger ergiebige, aber kraftvollere Bewegungen der Steigbügelplatte gegen das Labyrinthwasser hin zur Folge (die *v. Helmholtz*[15] u. *Politzer*[13] auf ca. 0,07 *mm* berechneten).

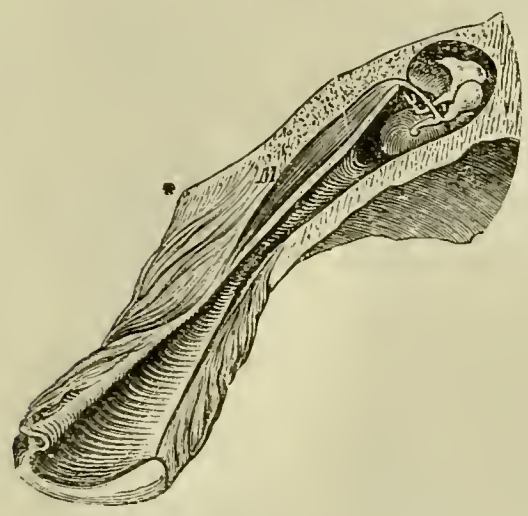
Zur Beobachtung der Bewegungen der Gehörknöchelchen hat man lange, zarteste Glasfäden mit den verschiedenen Teilen der Knöchelchen in Verbindung gebracht und durch diese, wie durch lange Fühlhebel, auf berußte Flächen die Bewegungen zeichnen lassen, während Töne zu dem Ohrpräparate drangen (*Politzer*[13]). Oder man klebte auf die einzelnen Teile stark blitzende Körnchen, deren schwingende Bewegung sich als Lichtlinie

darstellt und mit dem Mikroskope verfolgt und gemessen werden kann (*Buck*[18], *Burnett*[19], *Mach* u. *Kessel*[20]).

Die Muskeln der Gehörknöchelchen — wirken auf die Stellung derselben und weiterhin auf die Spannung des Trommelfelles sowie auf den Druck im Labyrinthwasser ein. — Der M. tensor tympani, — in einer knöchernen Halbrinne oberhalb der Tube gelegen, schlägt sich mit seiner Sehne über einen Knochenvorsprung dieser verlängerten Rinne fast rechtwinkelig nach außen und inseriert sich dicht unterhalb der Drehachse des Hammers an demselben (Fig. 264 *M*). Zieht sich der Muskel zusammen (in der Richtung des Pfeiles *t*, Fig. 263), so wird mit dem Hammerstiel *(n)* das Trommelfell *(M)* nach innen gezogen und gespannt. Hierbei erfolgt weiterhin auch die Bewegung des Amboß und des Steigbügels *(S)*, welcher tiefer in die Fenestra ovalis gepreßt wird. Erschlafft der Muskel wieder, so wird durch die Elastizität des gedrehten Achsenbandes und des gespannten Trommelfelles die Ruhelage wieder eingenommen. Der motorische Nerv des Muskels stammt aus dem Trigeminus und geht durch das Ganglion oticum (s. § 263, III); *C. Ludwig* u. *Politzer*[21] sahen bei Reizung des Trigeminus in der Schädelhöhle die beschriebene Bewegung erfolgen.

Wirkung des Tensor tympani.

Fig. 264.



M. tensor tympani; die *Eustachi*sche Trompete (links).

Die durch den Tensor bewirkte Spannung des Trommelfelles hat eine doppelte Bedeutung. — 1. Das gespannte Trommelfell leistet bei sehr intensivem Schall einen größeren Widerstand für die Mitschwingungen, da erfahrungsgemäß gespannte Membranen überhaupt um so schwerer in Mitschwingung versetzt werden, je stärker sie gespannt sind. Der Tensor tympani übt daher einen Schutz für das Gehörorgan aus, indem er verhindert, daß zu intensive Stöße durch das Trommelfell dem inneren Ohre zugeführt werden. — 2. Je nach dem Grade der Contraction wird die Spannung des Trommelfelles variieren müssen. Hierdurch erhält das Trommelfell jeweilig einen verschiedenen Eigenton und wird dadurch befähigt, für die betreffende Tonhöhe stärker mitzuschwingen, für die es also gewissermaßen akkommodiert wird. Hierdurch kann natürlich begünstigend für die Wahrnehmung schwacher Töne gewirkt werden.

Bedeutung der Spannung des Trommelfelles.

Man hat in bezug auf die Tätigkeit des Tensor tympani das Trommelfell mit der Iris verglichen. Beide Membranen halten bei zu intensiver Einwirkung des spezifischen Reizes durch Contraction (Verengerung der Pupille und Spannung des Trommelfelles) eine zu starke Reizung ab, und beide vermögen andrerseits bei mäßigen und schwachen Reizstärken das Sinneswerkzeug für die jeweilige Einwirkung passend zu adaptieren. Für beide Membranen erfolgen diese Bewegungen durch reflektorische Erregung.

Vergleich mit der Iris.

Daß eine vermehrte Spannung des Trommelfelles diese Membran für Schallschwingungen weniger empfänglich macht, erkennt man leicht, wenn man bei geschlossener Mund- und Nasenöffnung entweder stark exspiratorisch preßt, wobei Luft durch die Tube in die Paukenhöhle dringt und das Trommelfell hervorgebuchtet wird, oder stark inspiriert, wobei durch die Luftverdünnung im Cavum tympani das Trommelfell stark nach innen gezogen wird. In beiden Fällen herrscht Schwerhörigkeit für die Dauer der so bewirkten, stärkeren Spannung des Trommelfelles, wie es namentlich deutlich beim Lauschen eines ausklingenden Tones beobachtet werden kann.

Schwerhörigkeit bei vermehrter Spannung.

Die Erregung des M. tensor tympani erfolgt in der Norm reflektorisch, und zwar nur auf akustische Reize (*Hensen* u. *Bockendahl*[22]). Vom Großhirn ist der Reflex unabhängig; er verläuft vom Acusticuskern durch die ventralen sekundären Acusticusbahnen zum Corpus trapezoides (nicht durch die dorsalen Acusticusbahnen: Striae acusticae) und

Reflektorische Erregung des Tensor.

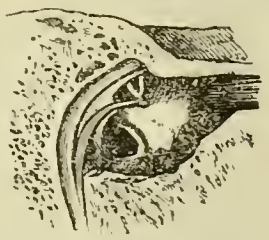
endlich zum motorischen Trigeminuskern (derselben wie der anderen Seite). Das Reflexgebiet reicht nach vorn bis zu den hinteren Vierhügeln, nach hinten bis zur Grenze zwischen mittlerem und hinterem Drittel der Länge des vierten Ventrikels (*Hammerschlag*[23]). — Manche Menschen vermögen den Tensor tympani willkürlich zu contrahieren (*Schapringer*[24]).

Hensen[25] stellte fest, daß der M. tensor tympani durch Zuckungen (nicht durch Dauercontraetionen) beim Hörakt sich beteiligt, und zwar erfolgt im Anfange des Hörens in beiden Ohren eine Zuckung, welche die Perception begünstigt, weil das durch den Muskel in Bewegung gesetzte Trommelfell leichter für höhere Töne mitschwingt als das ruhende. Bei Hunden und bei Katzen mit eröffneter Paukenhöhle gelang der Nachweis, daß die Contraetion nur im Beginne des Schalles stattfindet, daß sie dann aber sehnell naehläßt, auch wenn der Sehall andauert.

Wirkung des M. stapedius. Der im Innern der Eminentia pyramidalis gelegene M. stapedius, — der sieh von hinten her an das Köpfchen des Steigbügels und das *Sylvius*sche Knöchelehen inseriert, hat folgende Wirkung: durch den Zug am Köpfehen (in Fig. 257 durch den kleinen, gebogenen Pfeil angedeutet) muß er den Knochen sehräg stellen, wobei das hintere Ende der Trittplatte etwas tiefer in die Fenestra ovalis hinein, das vordere etwas heraus gehebelt wird. Der Steigbügel erhält hierdurch eine größere Fixierung, da ja durch die Sehrägstellung die rings um den Rand der Trittplatte sieh inserierende Bandmasse stärker gespannt werden muß. Die Tätigkeit des Muskels kann daher verhüten, daß zu intensive Stöße, die dem Stapes durch den Amboß mitgeteilt werden, ungeschwächt auf das Labyrinthwasser übertragen werden. Der motorische Nerv des M. stapedius kommt vom Facialis (§ 265, 3).

Andere Ansichten über die Wirkung des Stapedius. Über die Wirkung des Stapedius — sind die Ansichten noch sehr geteilt. Beim Schrägstehen des Stapes soll sein Köpfchen den langen Fortsatz des Amboß und weiterhin auch den Hammer und das Trommelfell mehr nach außen drängen, weshalb man ihn auch als Antagonisten des Tensor tympani bezeichnet hat (*Lucae*[26]). *Politzer*[27] sah bei Reizung des Muskels den Labyrinthdruck sinken. — Nach anderen soll der Stapedius den Steigbügel mehr aus dem ovalen Fenster hervorhebeln und ihn mehr mobilisieren, wodurch er zu Schwingungen befähigter werde: der Stapedius sei daher der eigentliche „Lauschmuskel" des Ohres (*Ostmann*[28]). — *Lucae*[26], der eine Mitbewegung des Stapedius bei sehr kräftigen Bewegungen der Gesichtsmuskeln, z. B. beim Lidschluß, konstatiert (wobei ein tiefes entotisches Geräusch vernommen wird), glaubt, der Muskel bewirke eine Akkommodation des Trommelfells für die höchsten, nicht mehr musikalischen Töne (ähnlich wie der Tensor für die musikalischen); diese höchsten Töne erklingen daher bei diesem Versuche stärker.

Fig. 265.



Musculus stapedius (rechts).

Pathologisches. **Pathologisches:** — Unnachgiebigkeit der Gehörknöchelchen durch schwielige Adhäsionen oder Verwachsungen ihrer Gelenke (Ankylosen) haben, entsprechend der verminderten Schwingungsfähigkeit, Schwächung des Gehörs zur Folge, ebenso festere Verwachsungen des Stapes in der Fenestra ovalis.

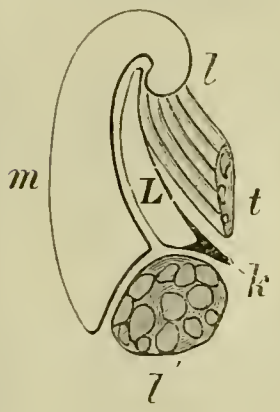
324. Tuba auditiva (Eustachii). — Paukenhöhle.

Funktion der Tube. Die 4 *cm* lange Tube ist das Ventilationsrohr der Paukenhöhle: sie setzt die Luft im Innern der Paukenhöhle mit der äußeren Luft (zunächst der des Rachens) in Verbindung (s. Fig. 257, 264). Wäre die Paukenhöhle dauernd allseitig abgeschlossen, so würde die Luft der Paukenhöhle von den Blutgefäßen der Schleimhaut allmählich resorbiert, also verdünnt werden: das Trommelfell würde dann unter abnormer Spannung nach innen gezogen werden und so Schwerhörigkeit entstehen. Durch die Tube

wird die Luft im Innern der Paukenhöhle stets in gleicher Dichtigkeit mit der äußeren Luft erhalten; nur unter dieser Bedingung ist das normale Schwingen des Trommelfelles möglich. Die Tube ist für gewöhnlich geschlossen; beim Schlingen jedoch wird durch den Zug der an den knorpelig-membranösen Teil sich inserierenden Fasern des M. tensor veli palatini [Sphenosalpingo-staphylinus] der Kanal bis zur Eröffnung dilatiert (*Politzer*[29], *Tröltsch*[30] [Fig. 266]). Da die Tube gewöhnlich geschlossen ist, können die Schwingungen des Trommelfelles sich ungeschwächter auf die Gehörknöchelchen übertragen, als wenn bei offener Tube bei den Schwingungen Luft durch dieselbe entweichen könnte (*Mach* u. *Kessel*[20]). Die Tube dient außerdem vermittelst der Flimmerhärchen als Abzugskanal des Paukenhöhlensekretes.

Läßt man bei einem narkotisierten Hunde nach Zerstörung des einen Trommelfells Gas vom äußeren Gehörgang in das Ohr strömen, so tritt es nur dann aus der Tube in den Rachen hinein, wenn der Tensor sich contrahiert (*Kreidl*[31]).

Fig. 266.



Tubendurchschnitt (schematisch).

m Mediale Platte, *l* laterale Platte, *k* Tubenkante, *l'* Levator, *t* Tensor palati, *L* Lumen.

Die Tube öffnet ihre ventilartige Vorrichtung leichter in der Richtung nach dem Rachen hin als umgekehrt. Der ventilartige Verschluß befindet sich hinter dem Ostium der Tube; nach einer jeden Eröffnung der Tube stellt sich von selbst durch Elastizität der Tubenwandung der Verschluß wieder her.

Eine vor die Nasenlöcher gehaltene Stimmgabel wird im Momente des Schlingens stärker gehört, weil die Tube eröffnet wird. — Es wird so auch die eigene Stimme betäubend intensiv gehört in dem Momente, in welchem die Tube durch Eintreiben von Luft eröffnet wird; die Stimme scheint dabei wie im Ohre selbst zu erklingen. — Auch Offensein der Tube durch pathologische Zustände kann ähnliche Erscheinungen bedingen („Autophonie").

Beim *Valsalva*schen Versuche (siehe § 47) tritt (sobald der Luftdruck 10—40 *mm* Hg erreicht) Luft in die Tube. Bei forcierter Inspiration bei geschlossener Mund- und Nasenöffnung erfolgt der umgekehrte Luftzug unter schließlicher Einziehung der Trommelfelle.

Funktion der Paukenhöhle.

Die Paukenhöhle — bildet für die Gehörknöchelchen und ihre Muskeln eine schützende Umhüllung; ihr durch die Kommunikationen mit den Warzenfortsatzzellen vergrößerter Luftgehalt gestattet dem Trommelfell freie Schwingung.

Nach *Kretschmann*[32] wirkt das lufthaltige System der Mittelohrhohlräume durch Resonanz klangverstärkend.

Pathologisches.

Pathologisches: — Unter den Erkrankungen der Tube seien die Verstopfung bei chronischen Katarrhen und die Verengerung durch Narben, Schleimhautwucherung oder Tumorendruck erwähnt. Die hierdurch bedingte Schwerhörigkeit kann oft beseitigt werden durch den von den Nasenlöchern her ausgeführten Katheterismus der Tube. Ergüsse und Eiteransammlungen in der Paukenhöhle müssen natürlich die normale Funktion aller in der Paukenhöhle liegenden, schalleitenden Apparate beeinträchtigen. Die Entzündungen haben auch oft nachteilige Folgen für den Plexus tympanicus. Außerdem kann bei fortschreitender Zerstörung durch Caries des Felsenbeines von der Paukenhöhle aus schließlich sogar lebensgefährliche Mitentzündung der benachbarten Gehirnteile erfolgen.

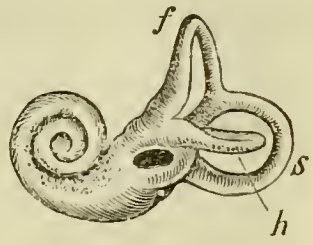
325. Schalleitung im Labyrinthe.

Übertragung der Schwingungen auf das Labyrinthwasser.

Die Schwingungen der in der Fenestra ovalis sive vestibuli beweglich eingefügten Trittplatte des Stapes erzeugen in dem Labyrinthwasser Wellen, und zwar sogenannte Beugungswellen, d. h. das Labyrinthwasser weicht in toto aus vor einem jeden Stoße des Steigbügels. Das Ausweichen des Wassers ist nur dadurch ermöglicht, daß an einer Stelle

eine nachgiebige Membran, die Membrana fenestrae rotundae (cochleae) sive tympani secundaria, welche in der Ruhe in die Scala tympani hinein gebuchtet ist, beim Ausweichen des Wassers durch den Stoß gegen die Paukenhöhle ausgebuchtet werden kann (Fig. 257 *r*). Die Bewegung des Labyrinthwassers läuft also vom Vorhof aus in der Schnecke die Scala vestibuli hinauf bis zur Schneckenkuppel, hier durch das Helikotrema in die Scala tympani und in dieser abwärts bis zur Membran des runden Fensters, die nun die ausweichende Bewegung machen kann. Die Beugungswellen, welche nach Zahl und Intensität den Schwingungen der Gehörknöchelchen entsprechen müssen, erregen sodann die im Labyrinthwasser befindlichen Endapparate des Acusticus.

Fig. 267.



Äußere Gestalt des Labyrinthes: das zum Vorhof führende ovale Fenster, die Schnecke, der obere *(f)*, hintere *(s)* und horizontale *(h)* Bogengang (links).

Leitung durch die halbzirkelförmigen Kanäle.

In ähnlicher Weise soll eine Bewegung des Wassers auch in den halbzirkelförmigen Kanälen stattfinden. *Deetjen*[33] beobachtete bei Zuleitung des Klanges einer Pfeife zum Ohr eine Strömung der Perilymphe der Bogengänge vom Ampullenende aus nach dem glatten Ende des Kanales zu. Diese Erscheinung erklärt sich durch die von *Hensen*[34] gefundene Tatsache, daß tönende Membranen in ihrer Mitte eine starke Anziehung, an der Peripherie dagegen eine Abstoßung bewirken: die glatten Enden der Bogengänge liegen im allgemeinen der Steigbügelplatte gegenüber, die Ampullen näher an derselben und seitlich von ihr. — Auf Grund der anziehenden Wirkung tönender Membranen ist auch angenommen worden, daß die Otolithen (vgl. pag. 827) bei Bewegungen der Steigbügelplatte von ihrer Unterlage mehr oder weniger gehoben werden könnten, um bei Aufhören der Bewegung wieder in die Ruhelage zurück zu sinken. *Hensen* und *Deetjen* nehmen daher an, daß nicht nur die Schnecke, sondern auch die Säckchen und die Bogengänge beim Hören beteiligt sind (vgl. pag. 837).

326. Bau des Labyrinthes und die Endigungen des N. acusticus.[35]

Das **knöcherne Labyrinth** — (der Hohlraum im Knochen, in dem das häutige Labyrinth sich befindet) besteht aus einem zentralen Abschnitt, dem Vorhof, Vestibulum, von dem einerseits die Schnecke, Cochlea, andererseits die drei halbzirkelförmigen

Schnecke. Kanäle, Canales semicirculares ausgehen. Der aus $2^1/_2$ Windungen bestehende, gesamte Binnenraum der Schnecke wird durch eine horizontale (innen knöcherne, außen häutige) Scheidewand (Lamina spiralis ossea et membranacea) in zwei Etagen geteilt

Scala tympani. (Fig. 268 *I*): die untere Etage ist die Scala tympani und wird von der Paukenhöhle durch die Membran des runden Fensters abgegrenzt; die obere Etage ist die Scala

Scala vestibuli. vestibuli, welche zum Vorhofe des Labyrinths führt (Fig. 257). Oben in der Kuppel der Schnecke stehen diese beiden Etagen der Schnecke durch eine kleine Öffnung (Helikotrema)

Halbzirkelförmige Kanäle. miteinander in direkter Verbindung. Die drei halbzirkelförmigen Kanäle sind in den drei Richtungen des Raumes angeordnet; man unterscheidet den oberen (vorderen, senkrechten), mit seiner Ebene senkrecht zur Pyramidenachse, — den hinteren (hinteren, senkrechten), mit seiner Ebene parallel zur Pyramidenachse, und — den äußeren (lateralen, horizontalen). Jeder Bogengang beginnt mit einer Erweiterung, der Ampulle; dagegen gibt es nur zwei gesonderte Ausmündungen der anderen, glatten Bogensehenkel, da der hintere und obere Bogen in einen gemeinsamen Schenkel zusammentreten.

Das **häutige Labyrinth** (Fig. 268. *II*) — liegt mit seinen einzelnen Abschnitten in den entsprechenden Hohlräumen des knöchernen Labyrinths. Zwischen der Wand des häutigen Labyrinths und der knöchernen Umgrenzung befindet sich die dünnflüssige Perilymphe, im Innern des häutigen Labyrinthes die dickflüssige Endolymphe. Die Perilymphe steht durch den Aquaeductus cochleae, einen engen Gang, der in der Scala tympani dicht vor dem runden Fenster beginnt und neben der Fossa jugularis ausmündet, mit dem Subarachnoidealraum in direkter Verbindung. Das häutige Labyrinth

Säckchen. besteht aus den folgenden Abschnitten: — 1. Die Säckchen; im Vorhof gelegen, der runde Sacculus *(S)* und der elliptische Utriculus *(U)*. Beide stehen mit einander in Kommunikation durch den Ductus endolymphaticus, welcher mit je einem isolierten Schenkel

aus den beiden Säckchen entspringt, dann sich vereinigt und durch den knöchernen Aquaeductus vestibuli hindurchzieht und mit einem Saccus endolymphaticus subdural an der hinteren Seite der Felsenbeinpyramide endet (Fig. 268 *II R*). — 2. Der Ductus (s. canalis) cochlearis *(C c)* liegt in dem äußeren Winkel der Scala vestibuli der Schnecke. Seine untere Begrenzung bildet größtenteils die Lamina spiralis membranacea (Lamina basilaris), sowie ein Teil der Lamina spiralis ossea, die äußere Begrenzung ist die knöcherne Wand der Schnecke, die innere die Membrana vestibularis *(Reissneri)*, welche von dem Raume der Scala vestibuli den Raum des Ductus cochlearis abtrennt (Fig. 268 *I*). Der Ductus cochlearis wendet sein unterstes, blindes Anfangsstück dem Sacculus zu, mit dem er durch den feinen Canalis reuniens (Fig. 268 *II Cr*) in Verbindung steht. — 3. Die häutigen Bogengänge (Ductus semicirculares) liegen in den halbzirkelförmigen Kanälen, sie stehen ziemlich weit von ihren knöchernen Wandungen ab, dazwischen liegt reichliche Perilymphe; nur am konkaven Rande sind sie durch Bindegewebe dem Knochen enger angeheftet. Die Ampullen füllen die Knochenräume wieder vollständiger aus. Die häutigen Bogengänge stehen mit dem Utriculus in direkter Verbindung.

Ductus cochlearis.

Häutige Bogengänge.

Endigungen des N. acusticus. — Der N. acusticus (vgl. § 266) besteht aus zwei Nerven, dem N. vestibuli, welcher in den Säckchen und Ampullen endet, und dem N. cochleae, welcher zu dem Cortischen Organ in der Schneeke verläuft. Beide Nerven entspringen aus peripher, im Ohr gelegenen Ganglienzellen, nämlich den Zellen des Ganglion vestibulare und des Ganglion spirale. Diese Zellen entsenden einen Fortsatz zum Gehirn, den anderen zu den Sinnesepithelien der Säckchen, Ampullen und des *Corti*schen Organs. Die nervösen Endapparate an diesen drei Stellen stimmen in ihrem Bau im Großen überein; sie enthalten: — 1. die eigentlichen Sinnesepithelzellen, welche den Reiz aufnehmen und auf den Nerven übertragen, cylindrische, kernhaltige Zellen mit langen Haaren: Haarzellen; — 2. indifferente Stützzellen, charakterisiert durch das Vorkommen von Stützfäden in ihrem Protoplasma: Fadenzellen. Ihre freien Oberflächen verschmelzen untereinander und mit den Oberflächen der Haarzellen zu einer Membrana limitans; — 3. eigenartige Deckapparate, aus einer gallertigen Masse bestehend, die den Haaren der Haarzellen mehr oder weniger fest aufliegen. In den Ampullen liegen die Endapparate auf einer gelblichen, äquatorialen, in das Innere hervorspringenden Leiste (Crista acustica). Die Haare der Haarzellen sind hier durch eine gallertige Masse, welche die Form einer hohen schmalen Glocke hat, die sog. Cupula, miteinander verklebt. In den Säckchen wird die Stelle, welche die Nervenendapparate trägt, als Macula acustica bezeichnet. Auf den Haaren der Haarzellen liegt hier ebenfalls eine gallertige Masse ausgebreitet von ähnlicher Beschaffenheit wie die Cupula; in derselben sind zahllose, 1—15 μ große, prismatische Krystalle von kohlensaurem Kalk eingelagert: die Otolithen. In der Schnecke endlich bildet den Endapparat des N. cochleae das Cortische Organ (*Corti*, 1846), das auf dem Boden des Ductus cochlearis, der Lamina spiralis membranacea (Membrana basilaris) aufgebaut ist (Fig. 269). Die Stützzellen kommen hier in verschiedener Ausbildung vor, als *Corti*sche Pfeiler *(z, y)*, als *Deiters*sche und *Hensen*sche Zellen. Die Pfeiler bilden durch Aneinanderlagerung die *Corti*schen Bögen, doch

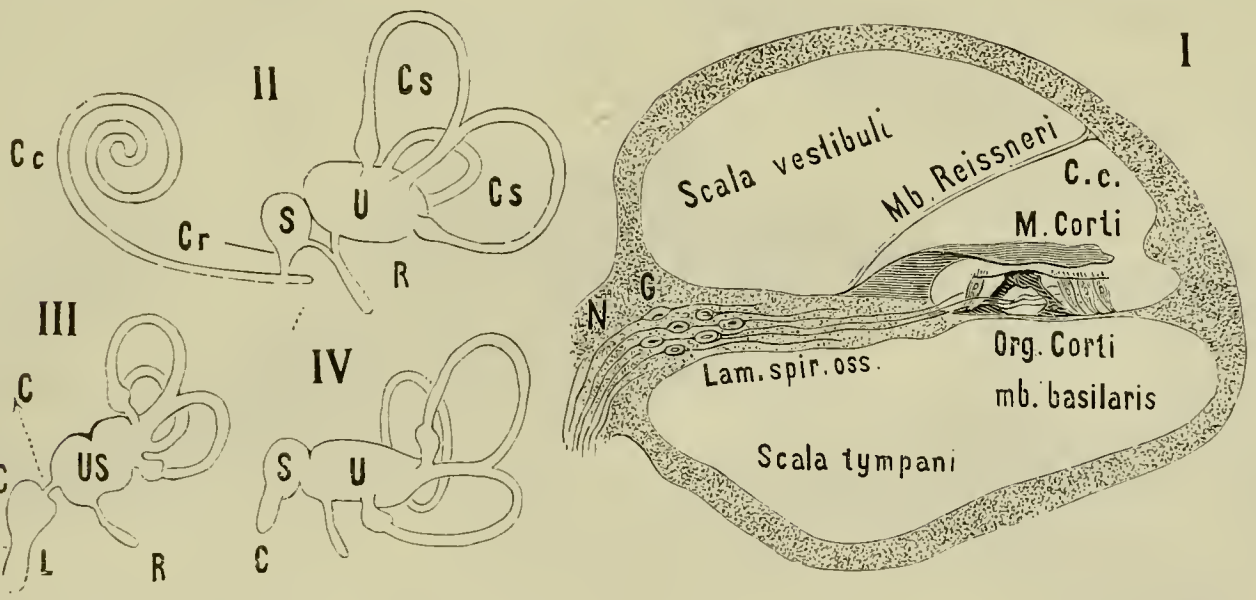
Endigungen des N. acusticus

in den Ampullen,

in den Säckchen,

in der Schnecke.

Fig. 268.

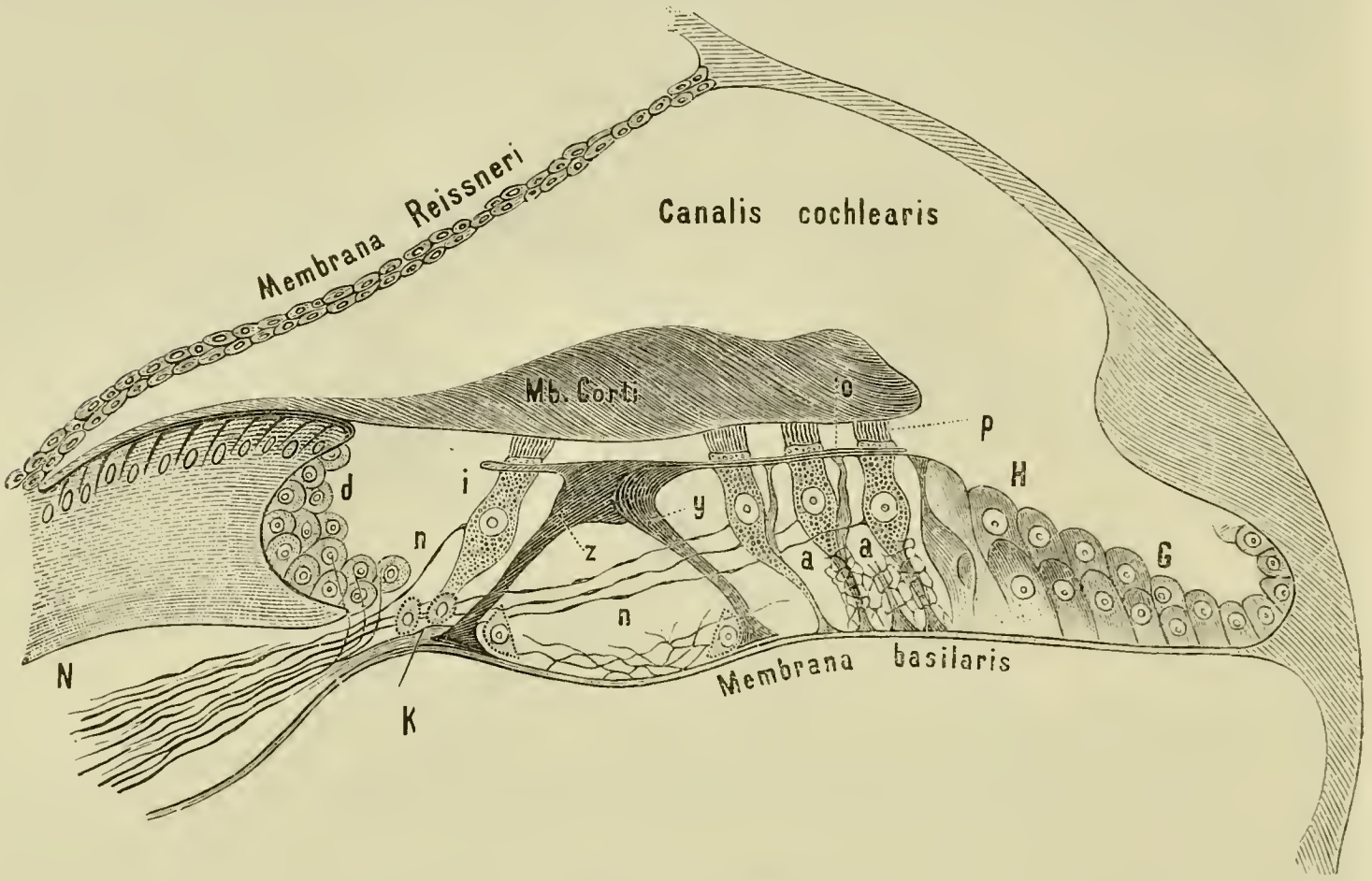


I Querschnitt der Schnecke. — *II* Schema des menschlichen Labyrinthes. — *III* Schema des Vogel-Labyrinthes. — *IV* Schema des Fisch-Labyrinthes.

bilden nicht stets je zwei Pfeiler einen Bogen, sondern es kommen auf drei innere zwei äußere. Es gibt gegen 4500 äußere Bogenpfeiler. Der Ductus cochlearis nimmt in den aufsteigenden Windungen der Schnecke gegen die Kuppel hin an Größe zu und ebenso auch die Länge der Pfeiler: die inneren sind in der ersten Windung 30 μ, in der obersten 34 μ lang, die äußeren entsprechend 47 μ und 69 μ. Ebenso nimmt die Spannweite der Bögen zu. Die eigentlichen Endapparate des Schneckennerven sind die bereits von *Corti* beobachteten cylindrischen „Haarzellen" (*Corti*sche Zellen), 16400—20000 Stück. Es gibt eine Reihe inneren *(i)*, die mit ihrer Basis auf einer kleinzelligen Körnerschicht *(k)* ruhen; die äußeren *(a a)*, beim Menschen 12000, stehen auf der Grundmembran in 3, beim Menschen in 3—4 (in der Spitzenwindung sogar 4—5) Reihen hintereinander. Die Zellen haben durch faserige Fortsätze mit den Fasern der Membrana basilaris eine direkte Verbindung, so daß jede Zelle mit 2—3 Fasern („Saiten") der Membran im Zusammenhange steht, also auch durch Schwingungen der letzteren in Mitschwingung geraten muß (§ 329). Zwischen den äußeren Haarzellen liegen die als Stützzellen zu betrachtenden

Haarzellen.

Fig. 269.



*Corti*sches Organ.

*Deiters*schen Zellen, an die sich nach außen die *Hensen*schen Zellen anschließen. Die Oberflächen der *Deiters*schen Zellen bilden untereinander und mit den Oberflächen der Haarzellen die Membrana reticularis *(o)*, durch welche die Haare der Haarzellen herausragen. Endlich liegt über den Haaren der Haarzellen, diese eben berührend, die ziemlich dicke, sehr weiche *Corti*sche Membran (Membrana tectoria).

Intralabyrinthärer Druck.

Das Labyrinthwasser steht unter einem stetigen Drucke, dem „intralabyrinthären" Drucke. Jede Luftdruckverminderung im Mittelohre ist auch von einer kurzdauernden Herabsetzung des intralabyrinthären Druckes begleitet und ebenso jede Luftdruckvermehrung von einer kurzdauernden Steigerung des Wasserdruckes.

Die Perilymphe des inneren Ohres fließt hauptsächlich durch den Aquaeductus cochleae im Umfange des Foramen jugulare in das periphere Lymphsystem, welches auch den Liquor cerebrospinalis des Cavum subarachnoideale aufnimmt, zum geringen Teil durch den Porus acusticus internus zum Subduralraum.

327. Qualitäten der Gehörsempfindungen.

Wahrnehmung der Höhe und Stärke der Töne.

Unterschied zwischen Klang und Geräusch.

Jedes normale Ohr ist befähigt, Klänge und Geräusche als solche zu erkennen und zu unterscheiden. Die physikalischen Versuche haben

nun ergeben, daß Klänge erzeugt werden, wenn ein schwingender, elastischer Körper eine periodische Bewegung vollführt, d. h. eine solche, bei welcher innerhalb gleicher Zeitabschnitte sich derselbe Bewegungsvorgang wiederholt, wie z. B. beim Schwingen einer angeschlagenen Saite. — Geräusche entstehen dann, wenn der schwingende Körper nicht periodische Bewegungen vollführt, d. h. wenn in gleichen Zeitabschnitten ungleiche Bewegungen erfolgen. Der Beweis für diese Definition von Klang und Geräusch kann durch die Sirene erbracht werden. Befinden sich auf der Kreisscheibe derselben im Kreise eine Anzahl (z. B. 40) Öffnungen in genau gleich großen Abständen und bläst man nun bei der Rotation der Scheibe einen Luftstrom gegen die Lochreihe, so wird offenbar bei jeder Umdrehung genau 40mal die Luft verdichtet und verdünnt; je zwei Verdichtungen und Verdünnungen sind durch ein gleich großes Zeitteilchen voneinander getrennt. Hierbei erklingt nun in der Tat ein musikalisch wohlcharakterisierter Klang. — Wenn man jedoch in einem anderen Kreise derselben Sirenenscheibe Löcher von völlig ungleicher Entfernung anbringt, so erzeugt der gegen dieselbe geblasene Luftstrom ein wirres, sausendes Geräusch ohne jeden Klangcharakter, weil eben die Bewegungen des tönenden Körpers, die Verdichtungen und Verdünnungen der Luft, unperiodisch erfolgen.

An einem Klange erkennt nun das normale Ohr drei verschiedene Qualitäten: — 1. Die Höhe des Klanges. Diese hängt ab von der Zahl der Schwingungen, welche in einer bestimmten Zeiteinheit erfolgen (*Mersenne*, 1636). Dies beweist in einfachster Weise die Sirene: befinden sich auf derselben Scheibe in einer Reihe 40, in einer zweiten 80 gleichweit voneinander entfernte Öffnungen, so wird man beim Anblasen beider Reihen der rotierenden Scheibe zwei ungleich hohe Klänge vernehmen, und zwar ist der eine um eine Oktave höher gestimmt als der andere. [Der Wahrnehmung der Tonhöhe entspricht beim Gesichtssinne die Empfindung der Farben.] — 2. Die Stärke des Klanges. Diese rührt her von der Größe der Schwingungsexkursion des tönenden Körpers (Schwingungsamplitude): eine allmählich schwächer und schwächer erklingende Saite macht stets entsprechend kleinere Schwingungs-Ausschläge. [Der Klangstärke entspricht bei der Gesichtswahrnehmung der Grad der Helligkeit.] — 3. Die Klangfarbe, welche den verschiedenen, schallerzeugenden Körpern eigen ist, und die man auch als Timbre des Klanges bezeichnet hat. Sie ist, wie sich später ergeben wird, bedingt durch die eigentümliche Form der Schwingung. [Für die Gesichtswahrnehmung gibt es keine analoge Empfindung.]

Höhe des Klanges.

Stärke des Klanges.

Klangfarbe.

I. Wahrnehmung der Tonhöhe. — In bezug auf die Tonhöhe tritt dem normal gebildeten Ohre zunächst die Reihenfolge der Töne in der sogenannten Tonleiter charakteristisch hervor. Sodann aber sind innerhalb der Tonleiter wiederum 4 Töne vorhanden, die, wenn sie zusammen erklingen, einem normal funktionierenden Ohre die Empfindung eines angenehmen Wohllautes verursachen, und die sich, einmal bekannt, stets in charakteristischer Höhenunterscheidung leicht unverändert reproduzieren lassen. Es sind dies die Töne des sogenannten Akkordes, bestehend aus dem 1., 3., 5. Ton der Tonleiter, wozu sich als letzter Ton noch der 8. Ton hinzugesellt. — Um nun die Schwingungszahlen zunächst der Töne des Akkordes, dann auch der übrigen Töne der Tonleiter festzustellen, geht man von einem Fundamentalversuch an der Sirene aus. Es seien auf der Sirenscheibe 4 konzentrische Kreise gezogen, und es seien in dem inneren Kreise 40 Löcher eingeschlagen, in dem zweiten Kreise 50, in dem dritten 60 und endlich in dem äußersten 80 Löcher, und zwar alle Löcher voneinander in gleichen Abständen. Werden diese Lochreihen nacheinander bei rotierender Sirene angeblasen, so vernimmt man die vier Töne des Akkordes (Dur-Akkord); werden alle vier Loehreihen gleichzeitig angeblasen, so erklingt der Dur-Akkord. Aus dem Zahlenverhältnis der Löcher in den vier Reihen der Sirene ergibt sich nun das

Tonhöhe.

Akkord.

Der Durakkord.

Verhältnis der Schwingungszahlen oder das „Intervall“ der Töne des Dur-Akkordes. Während bei einer Umdrehung der Scheibe zur Hervorbringung des Grundtones 40 Verdichtungen und Verdünnungen der Luft stattfinden, wird zur Erzeugung der Oktave die doppelte Zahl Verdichtungen und Verdünnungen in derselben Zeit (einer Umdrehung) erfolgen müssen. Das Verhältnis der Schwingungszahlen des Grundtones und der nächst höheren Oktave ist also wie 1 : 2. — In der zweiten Lochreihe befinden sich 50 Öffnungen, diese bewirken die Tonhöhe der Terz; es folgt daraus, daß sich also Grundton zur Terz verhält wie 40 : 50 oder wie $1 : 1^1/_4 = {}^5/_4$. — In der dritten Lochreihe befinden sich 60 Löcher, die angeblasen die Quinte geben; es folgt daraus, daß sich der Grundton zur Quinte verhält wie 40 : 60 oder wie $1 : 1\,{}^1/_2 = {}^3/_2$. Es verhalten sich also die Schwingungszahlen der Prime, Terz, Quinte und Oktave zueinander wie $1 : {}^5/_4 : {}^3/_2 : 2$.

Oktave. *Große Terz.* *Quinte.*

Ebenso wie der Dur-Akkord ist der Moll-Akkord jedem normal gebildeten Ohre charakteristisch im Wohlklange hervortretend. Derselbe unterscheidet sich vom Dur-Akkord lediglich dadurch, daß seine Terz um einen halben Ton niedriger liegt. Man kann leicht mittelst der Sirene zeigen, daß dieser kleinen Terz eine Schwingungszahl zukommt. die sich zu der des Grundtones verhält wie 6 : 5, ihre Schwingungszahl beträgt also ${}^6/_5$ von der des Grundtones.

Mollakkord. *Kleine Terz.*

Bestimmung der übrigen wohllautenden Tonverhältnisse durch Umkehrung des Intervalles.

Aus diesen wohllautenden Verhältnissen des Dur- und Molldreiklanges lassen sich nun leicht weitere, wohllautende Tonverhältnisse innerhalb der Tonleiter nachweisen. Man geht dabei von der Tatsache aus, daß die Oktave eines Tones stets völlige und vollkommenste Harmonie gibt. Daher ist es klar, daß, wenn die große Terz, die kleine Terz und die Quinte mit dem Grundton harmonieren, daß sie alsdann auch mit der Oktave des Grundtones harmonieren müssen. So leitet sich aus der großen Terz mit der Schwingungszahl ${}^5/_4$ die kleine Sext $= {}^5/_8$ her, aus der kleinen Terz mit ${}^6/_5$ die große Sext $= ({}^6/_{10} =) {}^3/_5$. aus der Quinte mit ${}^3/_2$ die Quarte $= {}^3/_4$. Man nennt dieses Verfahren „die Umkehrung des Intervalles“. — Diese so festgestellten Tonverhältnisse sind die sämtlichen konsonierenden Intervalle der Tonleiter.

Bestimmung der übrigen Töne.

Aus den konsonierenden Verhältnissen lassen sich nun weiter leicht die nicht konsonierenden Stufen der Tonleiter nach dem folgenden Verfahren berechnen. Bekannt sind der Grundton C mit der Schwingungszahl 1, die Terz $E = {}^5/_4$, die Quinte $G = {}^3/_2$, die Oktave $C^1 = 2$. Wir konstruieren von der Quinte (Dominante) G einen Dur-Akkord: dieser ist G, H, D^1. Das Schwingungsverhältnis dieser drei Töne ist offenbar dasselbe wie im Dur-Akkord C, E, G. Es verhält sich daher die Schwingungszahl von G : H wie die von C : E. Setzen wir in diese Gleichung die Werte ein, so haben wir ${}^3/_2 : H = 1 : {}^5/_4$; also $H = {}^{15}/_8$. — Es verhält sich ferner ebenso $D^1 : H = G : E$; also $D^1 : {}^{15}/_8 = {}^3/_2 : {}^5/_4$; also $D^1 = {}^{18}/_8$, oder um eine Oktave tiefer gesetzt $D = {}^9/_8$. -- Nun konstruiere ich von F (Unterdominante) einen Dur-Akkord, nämlich F, A, C^1. Es ist hier offenbar das Verhältnis von $A : C^1 = E : G$; oder $A : 2 = {}^5/_4 : {}^3/_2$; also $A = {}^5/_3$. — Endlich ist auch $F : A = C : E$; oder $F : {}^5/_3 = 1 : {}^5/_4$; also $F = {}^4/_3$. — Es stehen also sämtliche Töne der Tonleiter in dem folgenden Verhältnis ihrer Schwingungszahlen: I. $C = 1$, — II. $D = {}^9/_8$, — III. $E = {}^5/_4$, — IV. $F = {}^4/_3$, — V. $G = {}^3/_2$, -- VI. $A = {}^5/_3$, — VII. $H = {}^{15}/_8$, — VIII. $C^1 = 2$.

Kammerton.

Man ist seit 1885 allgemein darin übereingekommen, einen Ton von 435 Schwingungen in 1 Sekunde als a' zu bezeichnen („Kammerton“). [Die frühere Stimmung war für $a' = 440$ Schwingungen.] Hieraus ergeben sich leicht auf Grund der vorstehenden Schwingungsverhältnisse die absoluten Schwingungszahlen für die Töne der Tonleiter.

Tiefste und höchste Töne in der Musik.

Die tiefsten in der Musik angewendeten Töne sind: Kontrabaß E mit 41,25 Schwingungen. Klavier C mit 33, Flügel A^1 mit 27,5 und Orgel C^1 mit 16,5. — Die höchsten Töne in der Musik geben Klavier e^V mit 4224 Schwingungen und die Pikkoloflöte d^V mit 4752.

Grenze der Wahrnehmbarkeit der Töne.

Die Grenze der Wahrnehmbarkeit der Töne liegt zwischen 16—24 Schwingungen (*Schaefer*[36]) in 1 Sekunde einerseits und rund 20000 Schwingungen in 1 Sekunde andrerseits (*F. A. Schulze*[37]); sie umfaßt etwa 10—11 Oktaven. Es hängt aber diese Höhengrenze sehr von der Intensität des Tones ab (*Melde*[38]).

Weniger Schwingungen als 16 in 1 Sekunde (Orgelpfeifen) werden nicht mehr als Töne, sondern als einzelne dumpfe Stöße wahrgenommen. Jenseits der oberen Tongrenze werden die Schwingungen, welche durch Anstreichen kleinster Stimmgabeln oder durch Metallstäbchen (*König*[39]), oder kleinste Pfeifchen (*Galton*[40]) hervorgebracht werden, ebenfalls nicht mehr als Töne empfunden; sie verursachen vielmehr einen schneidend schmerzhaften Eindruck im Ohre.

Mit zunehmendem Alter nimmt die Fähigkeit, hohe Töne zu empfinden, etwa um $^1/_2$ Oktave ab (*Zwaardemaker*[41]). Bei Contraction des Tensor tympani steigert sich die Perzeptionsfähigkeit für 3000 bis 5000 Schwingungen, selten mehr.

Vergleich des Ohres mit dem Auge.

In bezug auf die Breite der Wahrnehmung ist das Ohr dem Auge weit überlegen. Da nämlich das spektrale Rot gegen 456 Billionen Schwingungen, das sichtbare Violett 667 Billionen Schwingungen in 1 Sekunde macht, so ist das Auge nur für Schwingungen des Lichtäthers befähigt, die nicht einmal um 1 Oktave (doppelte Schwingungszahl) auseinander liegen.

Geringste Zahl der Schwingungen, die einen Ton erzeugen.

Wie viel Schwingungen nacheinander müssen überhaupt erfolgen, damit das Ohr den Eindruck des Tones erhält? Es genügen 2 Schwingungen bei tiefen Tönen aufwärts bis 3168 Schwingungen, 5 für einen Ton von 6000, 10 für 7040 in 1 Sekunde, 20 für alle Töne (*Abraham* u. *Brühl*[42]).

Isolierte Wahrnehmung aufeinander folgender Töne.

Jeder Schall muß eine gewisse Zeit lang dauern, bis er vom Ohre wahrgenommen werden kann (der schwächste Schall bis 2 Sekunden). — Andrerseits verharrt, wenn der Schall bereits verklungen ist, das Ohr noch eine Zeit in der Erregung. Es fallen daher bei kurzen Schallintervallen die Pausen aus (*Urbantschitsch*[43]). Erfolgen Töne schnell hintereinander, so werden sie noch isoliert wahrgenommen, wenn mindestens 0,1 Sekunde zwischen ihnen verstreicht (*v. Helmholtz*[1]); erfolgen sie schneller nacheinander, so verschwimmen sie leicht miteinander; doch genügt für manche Klänge eine kürzere Zwischenzeit. Nach *Geigel*[44] genügt für Geräusche sogar noch eine Zeitdifferenz von nur 0,00593 Sekunden, um den Eindruck einer Spaltung der Schallempfindung hervorzurufen. — In bezug auf den Zeitsinn — des Ohres sei bemerkt, daß Takte präziser vom Ohre, als von den anderen Sinnesorganen wahrgenommen werden (*Höring*[45], *Mach*[46], *Vierordt*[47]).

Zeitsinn des Ohres.

Feinheit des Ohres.

Unter „Feinheit des Ohres“ — versteht man die Fähigkeit, zwei Töne von annähernd gleichen Schwingungszahlen noch als different in ihrer Höhe beurteilen zu können. Dieses Vermögen kann durch Übung erstaunlich geschärft werden. *Preyer*[48] fand, daß äußerst geübte Beobachter zwei Zungentöne von 500,0 und 500,3 Schwingungen, ebenso von 1000,0 und 1000,5 stets unterscheiden konnten; dagegen konnte eine Differenz von 0,2 nicht sicher erkannt werden. Es ist leichter, Unterschiede der Tonhöhen an der Reinheit musikalischer Intervalle, als bei fast unisonen festzustellen.

Verschiedenhörigkeit beider Ohren.

Pathologisches. — Viele Normalhörige sollen denselben Ton mit einem Ohre höher empfinden als mit dem anderen. Vielleicht ist eine abnorme Veränderung mitschwingender Teile im Labyrinthe die Ursache der Empfindung der einseitigen Tonerhöhung; dieselbe wird als Diplacusis binauralis bezeichnet. Selten ist die als Diplacusis monoauralis bezeichnete Erscheinung, daß bei Einwirkung eines Tones auf ein Ohr zwei Töne vernommen werden (vgl. *Barth*[49], *Freytag*[50]). — In seltenen Fällen hat man plötzlichen Verlust der Wahrnehmung gewisser Tonhöhen beobachtet, z. B. die Baßtaubheit. *Bezold*[51] fand bei Taubstummen Einengungen der Tonskala am oberen oder unteren Ende, oder an beiden Enden zugleich, zuweilen auch Lücken innerhalb der Skala, selten Inseln in der Mitte eines sonst ganz tauben Bezirkes.

Baßtaubheit.

Tonstärke.

II. Wahrnehmung der Tonstärke. — Die Stärke des Tones hängt ab von der Schwingungsamplitude des tönenden Körpers, und zwar ist sie dem Quadrate der Schwingungsamplitude proportional. Mit der Entfernung des Ohres vom schallerzeugenden Körper nimmt die Tonstärke ab, und zwar verhalten sich die Schallstärken umgekehrt wie die Quadrate der Abstände der Schallquelle vom Ohre. Dieses Gesetz (von *Vierordt*[52] bestritten) wurde von *Wien*[53] bei Versuchen mit Tönen bestätigt. Bei Versuchen mit Geräuschen fand *K. L. Schäfer*[54], daß die Abnahme der Intensität in der Nähe der Schallquelle langsamer erfolgte als mit dem Quadrat der Entfernung, mit wachsendem Abstande aber immer rascher vor sich ging.

Methoden zur Prüfung der Schallstärke.

Zur Prüfung der Schallstärke, welche hinreicht, um das Ohr zu erregen, bringt man: 1. eine schwache Schallquelle (tickende Uhr) in horizontalem Abstande zum Ohre an und prüft, sowohl aus der Entfernung diese annähernd, als auch aus der Nähe sie entfernend, bis wie weit der Klang noch vernommen wird. Durch einen Maßstab wird der Abstand festgestellt. — 2. Man läßt eine Stimmgabel (mit stets gleicher Amplitude in Schwingung versetzt) ausklingen: dem Kranken erlischt eher der Ton als dem Gesunden (*Barth*[55], *Jakobson*[56]). — 3. *Zoth*[56a] konstruierte zur Prüfung der Hörschärfe ein Fallphonometer, in welchem durch Herabfallen verschieden großer Kugeln stärkere oder schwächere Schalle erzeugt werden.

Grenze der wahrnehmbaren Tonstärke.

Über die Grenze der noch eben wahrnehmbaren Tonstärke ist ermittelt, daß ein 1 *mg* wiegendes Korkkügelchen aus 1 *mm* Höhe auf eine Glasplatte niederfallend, noch auf 5 *cm* Abstand gehört wird (*Schafhäutl*[57]). Doch kommen natürlich individuelle Schwankungen sowie auch Unterschiede in der Schärfe der beiden Ohren desselben Menschen vor. — *Töpler* u. *Boltzmann*[58] berechnen die Schwingungsamplitude der Luftteilchen, welche das Trommelfell in solche Schwingungen versetzen können, daß noch eine Gehörsempfindung stattfindet, auf nur 0,00004 *mm*, *Rayleigh*[59] sogar nur auf 0,000001 *mm*. Eine direkte Beobachtung so minimaler Verschiebungen würde über die Leistung des besten Mikroskops hinausgehen. — *H. Landois*[60] fand, daß bei Tieren Lautäußerungen vorkommen, die ihrer Schwäche wegen von unserem Ohre nicht mehr wahrgenommen werden können. Dahin gehören manche Bockkäfer (Cerambyx), die durch Reibung einer gerillten Reibplatte am Nacken gegen eine scharfe Kante der Vorderbrust Sehrilltöne hervorbringen. So bringt z. B. Gracilia pygmaea den Schrillton f^{III} mit 1413 Schwingungen hervor, den man wegen seiner Schwäche nicht mehr hört. [Man berechnet die Schwingungszahl (s) des Schrilltones aus der Länge (l) der Reibleiste des Insektes in *mm*, der Anzahl (n) der Rillen auf 1 *mm* und der Zeit (t) der reibenden Bewegung; $s = (l \cdot n) : t$.] Größere Bockkäfer erzeugen so vernehmbare Schrilltöne.

Unhörbare Töne.

Für die Unterscheidung der Schallstärken ist das Ohr wenig empfindlich; es kann noch eine Unterscheidung stattfinden, wenn sich die Schallstärken verhalten wie 72 : 100 (*Renz* u. *Wolff*[61]).

328. Wahrnehmung der Klangfarbe.
Analyse der Vokale.

Klangfarbe.

Unter Klangfarbe, Timbre, versteht man eine besondere Eigensehaft der Klänge, wodurch sieh die Klänge verschiedener musikalischer Instrumente ganz unabhängig von der Höhe und Stärke unterscheiden. So kann z. B. eine Flöte, ein Horn, eine Geige und eine menschliche Stimme dieselbe Note mit gleicher Stärke angeben und dennoch sind alle vier durch das Spezifische ihrer Klangfarbe sofort erkennbar. Die Untersuchungen, vor allen die von *v. Helmholtz*[1], haben nun gelehrt, daß unter den tonerzeugenden Werkzeugen nur der pendelartig hin- und herschwingende (an einem Ende eingeklemmte) Metallstab und die Stimmgabel einfach pendelartige Schwingungen vollführen. Wenn man die mit einer feinen Spitze versehene Branche einer schwingenden Stimmgabel über eine berußte Fläche gleichmäßig fortbewegt, so werden vollkommen gleichmäßige Wellenlinien mit gleichartigen Erhebungen und Vertiefungen verzeichnet. Nur die durch solche einfaeh pendelartigen Bewegungen hervorgebrachten Schallerscheinungen werden — **„Ton“** genannt.

Wesen des einfaehen Tones.

Der Klang ein zusammengesetztes Tongebilde.

Die **Klänge** musikalischer Instrumente und der menschlichen Stimme dagegen, denen allen eine charakteristische Klangfarbe zukommt, sind aus vielen einzelnen, einfachen Tönen zusammengesetzt. Unter diesen vielen Tönen ist einer durch Stärke besonders ausgezeichnet, der zugleich die Höhenlage des ganzen Klanggebildes bestimmt: dieser heißt der Grundton. Die übrigen schwächeren Töne, welche sich diesem Grundtone anfügen, sind für die verschiedenen Instrumente nach Zahl und Stärke sehr verschieden. Sie heißen — **„Obertöne“**; ihre Schwingungszahl ist stets die 2-, 3-, 4-, ... fache des Grundtones. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß alle diejenigen Klänge, welche zahlreiche und starke Obertöne, zumal hohe, neben dem Grundtone besitzen, sich durch scharfe, einschneidende, rauhe Klangfarbe auszeichnen (z. B. Trompete, Klarinette), daß dagegen umgekehrt den Klängen mit wenigen und schwaehen und zumal tiefen Obertönen Weichheit und Milde der Klangfarbe eigentümlich ist (z. B. Flöte). Es gehört schon ein wohlgeschultes, musikalisches Ohr dazu, wenn man bei Angabe eines Instrumentenklanges mit dem Ohre allein neben dem die Höhe bestimmenden Grundton noch den einen oder anderen Oberton heraushören will. Sehr einfach gelingt dies jedoch mit Hilfe der sogenannten Resonatoren. Es sind dies kugel- oder trichterförmige Hohl-

Grundton und Obertöne.

apparate, die mittelst eines kurzen Rohres in den Gehörgang gesteckt werden. Dieselben sind alle so abgestimmt, daß jeder nächstfolgende Resonator einen Eigenton von der nächstfolgenden Vielfachen des ersten besitzt. Gesetzt also z. B., der erste Resonator habe den Eigenton B (der durch Anblasen leicht gehört wird), so hat der zweite Resonator den Eigenton des b (der folgenden Oktave), der dritte stimmt auf f^{I} (dreifache Schwingungszahl), der vierte auf b^{I} (der zweithöheren Oktave), der fünfte auf d^{II} (fünffache Schwingungszahl), dann kommt f^{II}, — as^{II}, — b^{II}, — usw. Setzt man einen derartigen Resonator ans Ohr, so gelingt es mittelst desselben, auch den schwächsten Oberton von derselben Schwingungszahl aus einem Instrumentenklange herauszuhören. So hat *v. Helmholtz*[1] gefunden, daß die musikalischen Werkzeuge sich je nach ihrer Klangfarbe alle durch eine bestimmte Zahl nach Höhe und Stärke verschiedener Obertöne auszeichnen. [Auch die Stimmgabeln geben keine absolut reinen, einfachen Töne.] Man bezeichnet nun nach *v. Helmholtz*[1] als **„Ton“** — nur die einfach pendelartigen, schallerzeugenden Schwingungen; — Schallschwingungen, bestehend aus Grundton und Obertönen, werden — **„Klänge“** genannt.

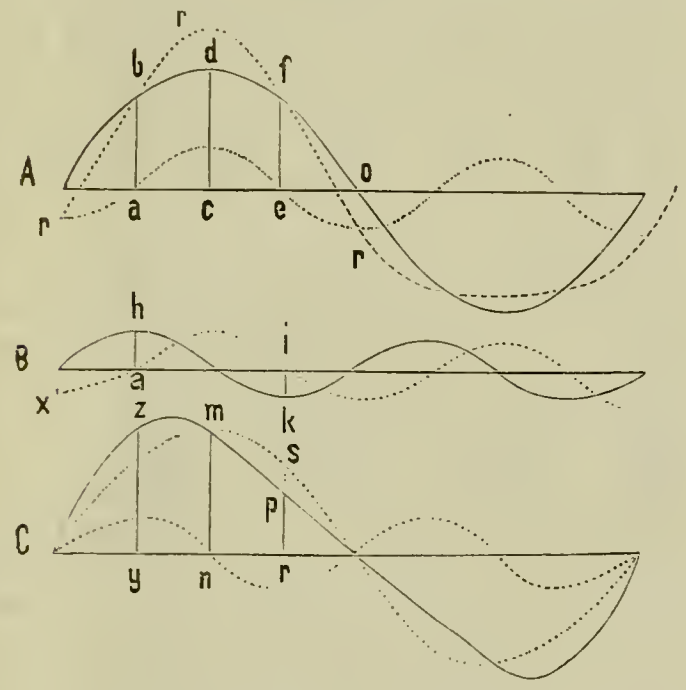
Wahrnehmung der Obertöne durch Resonatoren.

Obertöne musikalischer Werkzeuge.

Dadurch, daß sich zu dem Grundtone eines Klanges die Obertöne gesellen, wird nun die Schwingungsform in charakteristischer Weise geändert. — Es sei die ausgezogene Kurve Fig. 270, *A* die Schwingungsform des Grundtones und *B* die des ersten, mäßig schwachen Obertones. Die Zusammensetzung dieser beiden Kurven geschieht einfach durch Zusammenlegung der Ordinatenhöhen, wobei die über der Horizontalen liegenden Ordinaten der Obertonkurve addiert, die unter der Linie liegenden von den Ordinaten der Grundtonkurve abgezogen werden. Hierdurch entsteht die ausgezogene Kurve *C*, die keiner einfach pendelförmigen, sondern einer unsteten Bewegung entspricht. Zu der Kurve *C* kann man eine neue Kurve des zweiten Obertones mit der dreifachen Schwingungszahl hinzufügen usw. Das Resultat aller solcher Zusammensetzungen ist, daß die den zusammengesetzten Klängen entsprechenden Schwingungskurven **unstete** periodische Kurven sind: alle diese Kurven müssen natürlich verschieden sein, je nach der Zahl und Höhe der zusammengefügten Obertönekurven. Hat man also durch die Resonatoren Zahl und Stärke der Obertöne eines Instrumentalklanges analysiert, so kann daraus die geometrische Schwingungskurve des Klanges konstruiert werden.

Konstruktion der Schwingungskurve eines Klanges.

Fig. 270.



Es muß jedoch hier noch auf einen Umstand aufmerksam gemacht werden. Es kann nämlich die Schwingungsform eines und desselben Klanges sehr verschieden sich gestalten, wenn man bei der Zusammenlegung der Kurven *A* und *B* die Kurve *B* nur etwas seitlich verschiebt. Wird *B* so weit verschoben, daß das Wellental *r* unter *A* fällt, so ergibt die Addition beider Kurven die Kurve *rrr* mit schmalen Bergen und breiten Tälern. Verschiebt man *B* noch weiter, bis der Wellenberg *h* mit *A* zusammenfällt, so entsteht abermals eine andere Form. Durch Verschiebung der Phasen der Wellenbewegungen der zusammenzulegenden, einfach pendelförmigen Schwingungen entstehen also zahlreiche, verschiedene Formen desselben Klanges. Auf das Ohr hat jedoch die Phasenverschiebung keinerlei Einfluß: Klänge von verschiedener Wellenform ergeben, wenn diese Verschiedenheit nur auf Phasenverschiebung beruht, identische Wahrnehmungen.

Phasenverschiebung.

So wie man die unstete Schwingungskurve eines Klanges aus mehreren einfach pendelartigen Tönen zusammensetzen kann, so gelingt es nun auch umgekehrt, jede unregelmäßige Schwingungskurve eines Klanges zu zerlegen. *Fourier* hat gezeigt, daß jede komplizierte, unstete Schwingungskurve sich zerlegen läßt in eine Summe einfach pendelartiger Schwingungen, deren Schwingungszahlen sich verhalten wie 1 : 2 : 3 : 4 . . . Eine solche Zerlegung gelingt stets nur in einer Art. [Dagegen kann man allerdings jede komplizierte, unstete Bewegung auf sehr viele Weisen in gleichfalls unstete zerlegen.]

Zerlegung der Schwingungskurve eines Klanges.

Analyse der Vokale. — Das menschliche Stimmorgan stellt ein Blasinstrument mit schwingenden, elastischen Zungen (Stimmbändern) dar (vgl. § 233). Bei Angabe der verschiedenen Vokale nimmt die Mundhöhle

Analyse der Vokalklänge.

eine charakteristische Gestalt an, so daß ihr Binnenraum hierdurch einen bestimmten Eigenton erhält, welcher beim Anblasen dieser Höhle durch die aus dem Kehlkopf strömende Luft auftritt. Hierdurch werden nun dem auf eine bestimmte Höhe angegebenen Grundtone des Stimmorganes gewisse Obertöne beigesellt, die dem Stimmklange das vokale Timbre erteilen. Der Vokallaut ist somit die Klangfarbe eines durch das Stimmorgan erzeugten Klanges. Die Klangfarbe rührt von der jeweiligen Zahl, Stärke und Höhe der Obertöne her und letztere hängen eben ab von der Konfiguration der „Vokalhöhle“ (§ 237) bei Angabe der verschiedenen Vokale.

Läßt man auf eine bestimmte Tonhöhe, z. B. b, der Reihe nach die verschiedenen Vokale anhaltend singen, so kann man mit Hilfe der Resonatoren heraushören, welche Obertöne und in welcher Stärke sie dem Grundtone (b) sich zur Vokalfärbung beigesellen. Nach *v. Helmholtz*[1] ist nun, wenn die Stimme b angibt, für drei Vokale je **ein** Oberton von bestimmter absoluter Höhe charakteristisch, nämlich für A—b^{II}; für O—b^{I}; für U—f. Die übrigen Vokale und Umlaute haben je zwei besonders charakteristische Obertöne, und zwar wohl deshalb, weil die Mundhöhle hierbei so formiert ist, daß der hintere, umfangreiche Hohlraum und ebenso die vordere, enge Partie derselben einen besonderen Eigenton erhält (vgl. § 237 I und E). Diese zwei Obertöne sind nun nach *v. Helmholtz* für E—b^{III} und f^{I}; — für I—d^{IV} und f; — für Ä—g^{III} und d^{II}; — für Ö—cis^{III} und f^{I}; — für Ü—g^{III} und f. Dies sind jedoch nur die ganz besonders charakteristischen Obertöne; es existieren für die Vokale fast durchgängig sehr viel mehr, die aber erheblich zurücktreten.

Für die Vokale sind somit stets in derselben „absoluten Höhe“ vorhandene Teiltöne charakteristisch: nach *v. Helmholtz*[1], *Hensen*[62], *Pipping*[63] u. a. sind sie harmonische, durch Resonanz verstärkte Obertöne des Stimmbandklanges, — nach *Hermann*[64] ist der Teilton ein selbständiger, in der Mundhöhle erzeugter Ton (Formant), der in keinem harmonischen Verhältnisse mit dem Kehlkopfsklange zu stehen braucht.

Künstliche Zusammensetzung der Vokalklänge.

So wie es mit Hilfe der Resonatoren gelingt, den Vokal in seinen Grundton und die Obertöne zu zerlegen, so muß es auch gelingen, künstlich den Vokalklang zu erzeugen, indem man ihn durch gleichzeitiges Erklingen des stärkeren Grundtones und der schwächeren Obertöne zusammensetzt. Es gelingt dies auf folgende Weisen: — 1. In einfachster Art kann man den Vokal so erzeugen, daß man auf eine bestimmte Note einen Vokal, z. B. A, mit kräftiger Stimme in ein geöffnetes Klavier gegen die freien Saiten hineinsingt, während zugleich durch das Pedal die Dämpfung gehoben wird. Sobald die Stimme plötzlich abbricht, klingt nun völlig charakteristisch der Vokal aus den Saiten des Klaviers hervor. Durch die Stimme sind nämlich alle diejenigen Saiten in Mitschwingung versetzt worden, deren Töne (außer dem angesungenen Grundton) in dem Vokalklange als Obertöne liegen; sie klingen daher noch eine Zeitlang nach, nachdem die Stimme unterbroehen worden ist (*v. Helmholtz*[1]). Dieser Versuch kann noch insofern modifiziert werden, daß man nur die Dämpfung derjenigen Töne (durch Niederhalten der Tasten) aufhebt, welche als Obertöne auftreten; so gelingt es, den Vokalklang Note für Note zu kombinieren. — 2. Der von *v. Helmholtz*[1] zusammengesetzte Vokalapparat besteht aus vielen Stimmgabeln, die sämtlich elektromagnetisch in dauernden Schwingungen erhalten bleiben. Die tiefste Stimmgabel gibt den Grundton B an, die übrigen der Reihe nach die Obertöne. Vor einer jeden Stimmgabel befindet sich (in veränderungsfähigem Abstande) eine Resonanzröhre, welehe mittelst eines Deckels geschlossen und geöffnet werden kann. Bei geschlossener Resonanzröhre ist der Ton der vor ihr stehenden Stimmgabel nicht zu hören; wenn man aber eine oder einige Resonanzröhren öffnet, so werden deren Töne hinreiehend kräftig hörbar, und zwar desto stärker, je weiter man öffnet. So kann man schnell hintereinander verschiedene Zusammenstellungen des Grundtones mit einem oder mehreren harmonischen Obertönen in verschiedener Stärke hörbar machen und dadurch Klänge von verschiedener Klangfarbe hervorbringen. So machte *v. Helmholtz*[1] folgende Vokalzusammensetzungen für: U = B nebst schwach b und f^{I}. — O = gedämpftes B nebst stark b^{I} und schwächeren b, f^{I}, d^{II}. — A = b (als Grundton), dazu mäßig stark b^{I} und f^{II}, und stark b^{II} und d^{III}. — Ä = b als Grundton, daneben b^{I} und f^{II} etwas stärker (als für A), d^{II} stark, b^{II} schwächer, d^{III} und f^{III} möglichst stark. — E = b als Grundton mäßig stark, daneben b^{I} mäßig, ebenso f^{I}, dabei f^{III} as^{III} b^{III} möglichst stark. — I gelingt so nicht zu erzeugen. — 3. *G. Appunn* hat einen Vokalapparat aus Orgelpfeifen zusammengesetzt. Es sind 20 offene, starkklingende Pfeifen vom Grundton bis zu den 19 folgenden Obertönen und ebenso 20 gedackte, sehwachklingende, die auf einer besonderen Windlade in zwei Reihen stehen. Durch Schieber kann jede Pfeife geöffnet und geschlossen werden; ein Hauptschieber

1. Durch Mitschwingung angesungener Klaviersaiten.

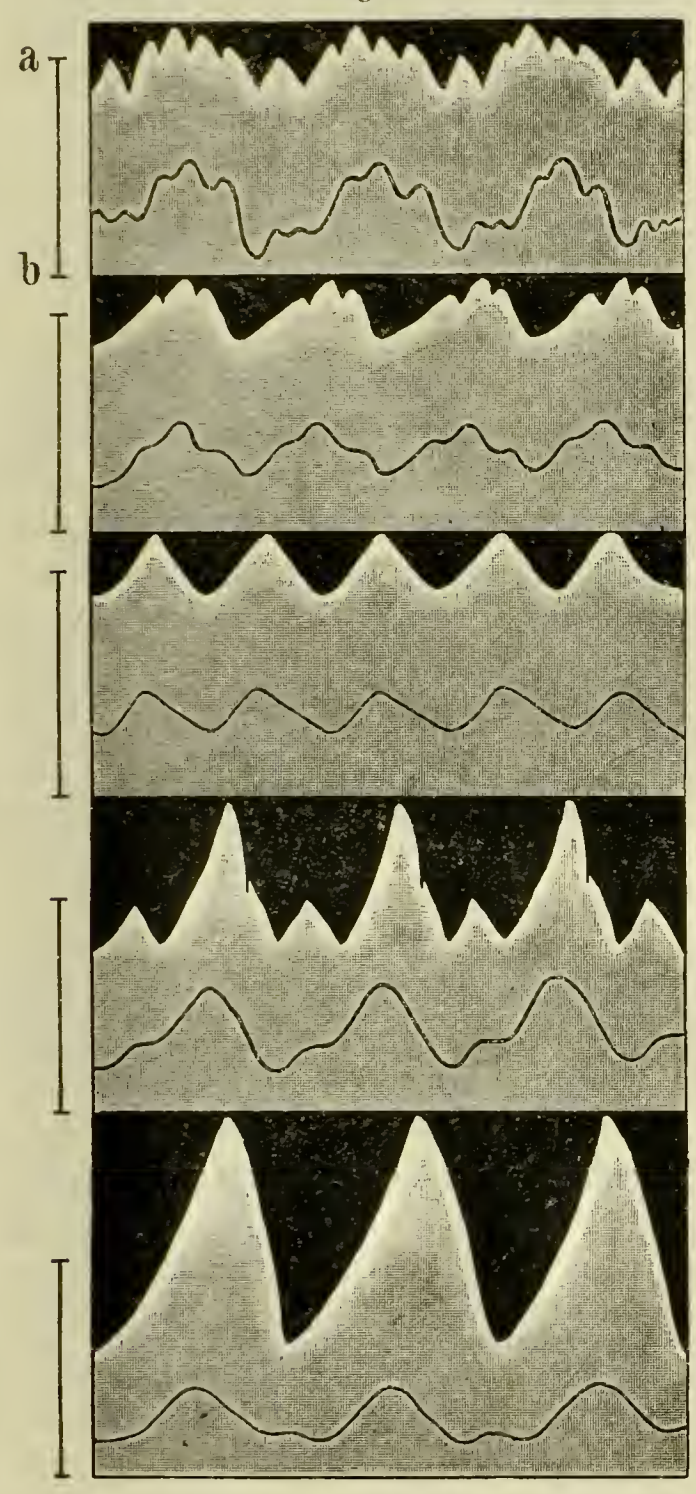
2. Durch v. Helmholtz' Stimmgabel-Vokalapparat.

Künstliche Stimmgabel-Vokale.

3. Appunns Pfeifen-Vokalapparat.

am Eingang der Windlade gestattet, daß alle geöffneten Pfeifen zugleich ertönen. Die zwei Pfeifenreihen machen eine dreifache Abstufung der Tonstärke möglich, nämlich starke Töne, wenn beide Reihen zugleich, — mittelstarke, wenn die offenen, — und schwache, wenn die gedackten Pfeifen allein ertönen. Die Bildung der Vokale steht jedoch hinter der durch Stimmgabeln zurück, weil die Pfeifen keine einfachen Töne geben, sondern schon einige schwache (zumal die ungeraden) Obertöne enthalten; sodann läßt sich auch die Abstufung der Tonstärke nicht so fein machen als durch die Resonatoren der Stimmgabeln.

Fig. 271.



Flammenbilder und phonautographische Kurven der Vokale. Die Vokale wurden singend auf den Ton c' (= 256 Schwingungen in 1 Sek.) angegeben. Das Maß $a\,b$ bezeichnet die Höhe der Flamme in der Ruhe. Die unter den Flammenbildern gezogenen Kurven sind durch den Phonautographen registriert.

Künstliche Orgelpfeifenvokale.

Immerhin kann man aber doch einige Vokale sehr schön erzeugen: sie klingen stets am besten, wenn sie recht kurz angegeben werden. So fand *Landois* ein schönes A durch b und b^{I} schwach, f^{II} mittelstark, b^{II} stark, d^{III} schwach und f^{III} mittel. — U erzeugt man durch B stark nebst b mittel. — Tiefes O = B und h mittel, f^{I} und b^{I} stark nebst f^{II} schwach. Ein hohes O erklingt durch b^{I} schwach, d^{II} mittel, f^{II} und b^{II} stark, d^{III} und f^{III} schwach. — Nur unvollkommen gelingen die übrigen Vokalklänge: E = d^{II} schwach nebst b^{II} d^{III} a^{III} stark. — Ä = b^{I} f^{II} b^{II} schwach, d^{III} f^{III} mittel, as^{III} stark und a^{III} mittel. — Ö = b^{I} schwach, f^{II} b^{II} stark, f^{III} schwach, b^{III} c^{IV} d^{IV} mittel. — Ü = f^{I} f^{II} schwach, f^{III} c^{IV} stark. — I kann nicht angegeben werden; die höchste Pfeife d^{IV} gibt annähernd den Charakter von I an; — ähnlich gibt die gedaekte Pfeife B ein dumpfes U und die offene B ein etwas helleres U.

Objektive Darstellung der Schwingungskurven der Vokale.

Die Vokale müssen nach dem oben Vorgetragenen, als aus Grundton und Obertönen zusammengesetzt, eine bestimmte Schwingungskurve haben. Man kann in verschiedener Weise diese Schwingungskurven zur Ansehauung bringen. Man sprieht den Vokal gegen eine zarte Glasmembran, die das Ende eines Hohlcylinders verschließt und deren Centrum ein feines Hohlmesserchen trägt; das Messerchen liegt einer mit Wachsparaffinmasse überzogenen Walze an, welche sich gleichmäßig dreht und seitlich verschiebt. Das Messerchen radiert dann die Vokalkurve in die Wachsschicht. Läßt man sodann von dieser eingravierten Kurve wieder ein mit der Glasmembran in Verbindung gebrachtes Köpfchen in Bewegung setzen, so geben die hierdurch bedingten Schwingungen der Membran wieder deutlich den Vokalklang an: *Edisons* Phonograph. Die Vokale geben denselben Vokalklang nur dann wieder, wenn die Schnelligkeit der Drehung der Walze gleich bleibt (*Hermann*[64]).

Edisons Phonograph.

Königs Vokalflammen.

Befindet sich an der anderen Seite einer durch dagegen gesprochene Vokale in Bewegung gesetzten Membran ein kleiner, abgeschlossener Gasraum, von dem ein Stichbrenner ausgeht, so kann man beim Angeben eines Vokales im rotierenden Spiegel ein charakteristisches Kurvenbild der vibrierenden Flamme erkennen (Fig. 271) (*König*[65]). *Nagel* u. *Samojloff*[65] benutzten als Gasraum die Paukenhöhle und als Membran das Trommelfell — (es wurde Gas in die Paukenhöhle eines lebensfrischen Tierkopfes eingeleitet und diese mit einem Stichbrenner verbunden) — und sahen so im rotierenden Spiegel charakteristische Vokalkurven.

Landois' tönende Vokalflammen.

Setzt man mit der Nasenhöhle ein Y-förmiges Rohr so in Verbindung, daß ein Schenkel in dem Nasenloch eingedichtet ist, der zweite zu einer Gasleitung und der dritte

zu einem Stichbrenner führt, so hört man jedesmal beim Angeben eines Vokales, daß die Flamme in tönende Schwingungen versetzt wird, die genau den Vokalklang angeben. Gibt man den Vokal nasal an, so schießt die Stichflamme weit empor, weil die Luft in die Nasenhöhle eindringt. Auch diese Flammen lassen sich im rotierenden Spiegel analysieren *(Landois)*.

Man kann natürlich auch die Bewegungen der Membran durch einen mit derselben in Verbindung stehenden Schreibhebel zeichnen oder photographisch aufnehmen lassen: alsdann werden für jeden Vokal charakteristische Kurven gezeichnet: Sprachzeichner, Phonautograph von *Hensen*[1], Phonophotographie von *Hermann*[64]. Fig. 271 zeigt die Flammenbilder der Vokale und unter einem jeden die entsprechende Kurve, wie sie durch Registrierung mit dem Phonautographen gewonnen wird.

329. Tätigkeit des Labyrinthes beim Hören.

Helmholtz' Resonanztheorie.

Klanganalyse im Labyrinthe.

Wahrnehmung der Klänge. Gerade so, wie mit Hilfe der Resonatoren ein Klang in seinen Grundton und die Obertöne zerlegt werden kann, vermag auch das Ohr eine Analyse der Klänge vorzunehmen. Das Ohr zerlegt die komplizierten Wellenformen der Klänge in ihre Komponenten. Diese Komponenten empfindet es einzeln als zueinander harmonische Töne: es kann sie bei gehörig geschulter Aufmerksamkeit einzeln zum Bewußtsein bringen, und es unterscheidet als verschiedene Klangfarben nur verschiedene Zusammensetzungen aus diesen einfachen Tonempfindungen. Diese Zerlegung der komplizierten Schwingungen der Klänge in einfach pendelartige Schwingungen stellt eine sehr auffallende Eigenschaft des Ohres dar. Zur Erklärung dieser Fähigkeit des Ohres hat *v. Helmholtz* eine

Resonanztheorie.

Theorie aufgestellt, die als Resonanztheorie bezeichnet wird, weil sie im Ohre das Vorhandensein von Apparaten annimmt, die auf verschiedene Tonhöhen abgestimmt sind und bei Angabe dieser Töne durch Resonanz in Mitschwingung geraten. Singt man kräftig bei gehobener Dämpfung gegen die Saiten des offenen Klaviers den Vokalklang A auf eine bestimmte Note, so bringt man alle diejenigen, und zwar nur diejenigen Saiten in Mitschwingung, deren Töne in dem Vokalklange enthalten sind. „Könnten wir nun jede Saite eines Klaviers mit einer Nervenfaser so verbinden, daß die Nervenfaser erregt würde und empfände, so oft die Saite in Bewegung geriete, so würde in der Tat genau so, wie es im Ohr wirklich der Fall ist, jeder Klang, der das Instrument trifft, eine Reihe von Empfindungen erregen, genau entsprechend den pendelartigen Schwingungen, in welche die ursprüngliche Luftbewegung zu zerlegen wäre, und somit würde die Existenz jedes einzelnen Obertones genau ebenso wahrgenommen werden, wie es vom Ohre wirklich geschieht. Die Empfindungen verschieden hoher Töne würden unter diesen Umständen verschiedenen Nervenfasern zufallen und daher ganz getrennt und unabhängig voneinander zustande kommen. — Nun lassen in der Tat die neueren Entdeckungen der Mikroskopiker über den inneren Bau des Ohres die Annahme zu, daß im Ohre ähnliche Einrichtungen vorhanden seien, wie wir sie uns eben erdacht haben. Es findet sich nämlich das Ende jeder Nervenfaser der Gehörnerven verbunden mit kleinen elastischen Teilen, von denen wir annehmen müssen, daß sie durch die Schallwellen in Mitschwingung versetzt werden“ (*v. Helmholtz*[1] 1862).

Klanganalyse durch die Schnecke.

Anfänglich glaubte *v. Helmholtz*[1], daß die *Corti*schen Bögen (pag. 827) diese für die einzelnen Töne abgestimmten und durch Mitschwingung

die Nerven erregenden Apparate seien. Da jedoch die Amphibien und Vögel, welche sicherlich musikalische Klänge zu empfinden vermögen, keine Bögen besitzen (*Hasse*[67]), so hat man die gespannten, radiären Fasern der Membrana basilaris, auf welchen das *Corti*sche Organ ruht und welche in dem ersten Schneckengang am kürzesten sind und gegen die Schneckenkuppel hin länger werden, als diese mitschwingenden Saiten aufgefaßt (*Hensen*[68]). Es entspräche so jedem möglichen, einfachen Tone eine mitschwingende, saitenähnliche Faser der Basilarmembran.

Es gelang *Wittmaack*[69], *Yoshii*[70] u. a. durch lange fortgesetzte, aber auch durch kurzdauernde, aber sehr intensive akustische Einwirkungen bei Meerschweinchen Schädigungen der Sinneszellen des *Corti*schen Organs bis zu ausgesprochenen Degenerationen der Nervenfasern und Ganglienzellen hervorzurufen. In Übereinstimmung mit der *Helmholtz*schen Anschauung lag die lädierte Stelle des *Corti*schen Organs in der Schnecke um so tiefer, je höher die einwirkenden Töne gewesen waren.

Schallbildertheorie.

Von anderen Hörtheorien sei hier nur noch die von *J. R. Ewald*[71] (1899) aufgestellte, sog. „Schallbildertheorie" erwähnt. Danach setzt ein Ton, der das Ohr trifft, die ganze Basilarmembran in Mitschwingungen, indem dieselbe in eine Reihe stehender Wellen zerlegt wird. Die Gesamtheit dieser Wellen wird als Schallbild bezeichnet; jedem Tone entspricht ein bestimmtes Schallbild. Die Schallbilder lösen durch die Acusticusfasern die Tonempfindung im Gehirn aus. Es ist *Ewald* gelungen, auf feinen Gummimembranen derartige Schallbilder sichtbar zu machen.

Wahrnehmung der Geräusche.

Wahrnehmung der Geräusche. — Über die Art und Weise, in welcher die Geräusche zur Wahrnehmung kommen (wie auch über das Wesen der Geräusche überhaupt), gehen die Ansichten der Forscher noch auseinander. Die meisten Forscher nehmen heute an, daß für das Hören nur die Schnecke in Betracht kommt, daß dagegen die Säckchen und Bogengänge des Labyrinthes beim Hören überhaupt nicht beteiligt sind, vielmehr einzig und allein der Vermittlung der Lage- und Bewegungsempfindungen dienen (vgl. § 332). Danach würden also in der Schnecke sowohl die Klänge als auch die Geräusche zur Perzeption kommen. Viele Geräusche lassen sich auch in ein Gewirr einzelner echter Töne zerlegen.

Geräuschsinnesorgan.

Nach einer anderen Auffassung wird für die Perzeption der Geräusche ein besonderes Geräuschsinnesorgan angenommen, als welches die Säckchen und Bogengänge in Betracht gezogen werden. Diese würden also neben ihrer Aufgabe für die Vermittlung der Lage- und Bewegungsempfindungen auch noch beim Hören tätig sein (*Hensen*[34], [72], *Deetjen*[33], *Lucae*[73], vgl. pag. 826), und zwar nur für die Perzeption der Geräusche; — die Schnecke würde dagegen nur die Perzeption der Klänge besorgen.

Nach doppelseitiger Zerstörung des ganzen Ohrlabyrinthes tritt totale Taubheit ein mit aufsteigender Degeneration der Acusticusfasern.

330. Gleichzeitige Einwirkung zweier Töne.

Harmonie. — Schwebungen. — Disharmonie. — Differenz- und Summationstöne.

Wenn zu gleicher Zeit zwei verschieden hohe Töne zum Ohre gelangen, so verursachen dieselben je nach ihrer Höhendifferenz verschiedenartige Empfindungen.

Vollkommene Konsonanz.

I. Verhalten sich die Schwingungszahlen beider Töne zueinander wie die Einfache zur Vielfachen, also wie 1 : 2 : 3 : 4, so entsteht für unser Ohr der Eindruck vollendeter Harmonie oder Konsonanz.

Interferenz der Tonschwingungen.

II. Stehen die Schwingungszahlen beider Töne nicht in dem Verhältnisse der Einfachen zur Vielfachen, so müssen offenbar, wenn beide Schwingungen gleichzeitig erfolgen, Interferenzen entstehen. Es kann

natürlich nun nicht mehr stets Wellenberg mit Wellenberg und Tal mit Tal zusammenfallen, sondern entsprechend der Größe der Differenz beider Schwingungszahlen, muß es an gewissen Stellen zum Zusammentreffen von Wellenberg und Wellental kommen. Hierdurch wird also jedes Mal, wenn Wellenberg und Wellenberg zusammenfallen, eine Verstärkung der Tonwirkung stattfinden, wenn aber Wellenberg und Wellental sich treffen, eine Schwächung. Hierdurch entsteht der Eindruck von Schwankungen der Tonintensität, die man als „Stöße“ oder „Schwebungen“ („Battements“) bezeichnet.

Stöße oder Schwebungen.

Zahl der Stöße oder Schwebungen.

Die Zahl der Schwebungen ist stets gleich der Differenz der Schwingungszahlen der beiden Töne. Man nimmt die Stöße am deutlichsten wahr, wenn man zwei tiefe Unisonotöne, z. B. von Orgelpfeifen, um etwas verstimmt. Wenn man z. B. von zwei Orgelpfeifen, die jede C mit 33 Schwingungen in 1 Sekunde angeben, die eine derart verstimmt, daß sie 34 Schwingungen in 1 Sekunde macht, so wird man jede Sekunde einen Stoß vernehmen. — Es ergibt sich weiterhin, daß die Stöße oder Schwebungen um so seltener auftreten, je geringer die Differenz der beiden Schwingungszahlen ist, um so häufiger, je größer diese Differenz ist. — Es sind aber auch natürlich bei gleicher relativer Höhendifferenz beider Töne die Stöße um so seltener, je tiefer die beiden Töne liegen, — und um so häufiger, je höher beide sind. Wenn z. B. der Ton c mit 66 Schwingungen erklingt und ein zweiter mit 68 in 1 Sekunde, so müssen offenbar 2 Stöße in 1 Sekunde erfolgen (während im vorhergehenden Beispiele bei gleicher relativer Höhendifferenz nur 1 Stoß vernommen wird).

Verschiedene Wahrnehmung der Schwebungen:

Die Stöße und Schwebungen bringen nun auf unser Ohr einen sehr verschiedenartigen Eindruck hervor, je nach der Schnelligkeit, mit welcher sie hintereinander erfolgen.

1. als isoliert erfolgende Stöße,

1. Erfolgen sie in großen Zeitabständen hintereinander, so kann man sie völlig isoliert als einzelne Verstärkungen mit nachfolgenden Schwächungen wahrnehmen, sie bewirken somit die Empfindung völlig isolierter Stöße.

2. als Disharmonie,

2. Wenn die Stöße schneller nacheinander erfolgen, so ruft die hierdurch bewirkte Ungleichmäßigkeit die Empfindung des Rauhen, Wirren hervor, welche wir als disharmonische Empfindung bezeichnen. Der höchste Grad unbehaglicher, peinlicher Disharmonie findet statt, wenn innerhalb 1 Sekunde 33 Schwebungen erfolgen.

Das Unangenehme dieser Empfindung kann man passend mit dem unangenehmen Eindrucke des Flackerns eines Lichtes vor dem Auge vergleichen.

3. als Fortschreiten zu harmonischeren Verhältnissen.

3. Erfolgen die Schwebungen durch eine Zunahme der Differenz der Schwingungszahlen beider Töne noch häufiger (als 33 in 1 Sekunde), so nimmt die Empfindung der grellen Disharmonie allmählich wieder ab, und zwar um so mehr, je häufiger die Schwebungen erfolgen. Die Empfindung schreitet dann von mäßig disharmonischen Tonverhältnissen zu mehr und mehr konsonierenden, endlich bis zu wohllautenden hinüber. Diese Tonverhältnisse sind nacheinander die Sekunde, Septime, kleine Terz, kleine Sext, große Terz, große Sext, Quarte, Quinte.

Da 33 Schwebungen in 1 Sekunde die höchste Disharmonie verursachen, so ist ersichtlich, daß zur Entstehung von Disharmonie in tiefen Tonlagen die Töne in der Tonleiter weiter voneinander entfernt liegen müssen als in hohen Tonlagen. In tiefen Tonlagen kann so schon leicht die große Terz disharmonisch klingen; in hohen Tonlagen klingen hingegen selbst nahe beieinander liegende Töne deshalb viel weniger disharmonisch, weil die Zahl der Schwebungen wegen der großen Schwingungszahlen sehr bald die Zahl 33 weit übertreffen muß. Es klingen daher ganz allgemein wenig harmonische Musikgänge in hohen Lagen sehr viel weniger disharmonisch als in tiefen.

Wirkung zweier Klänge.

III. Ganz ähnlich wie mit zwei einfachen Tönen verhält es sich mit zwei Klängen, welche gleichzeitig das Ohr treffen. Bei diesen kommen

aber nicht allein die die Höhen bestimmenden Grundtöne in Betracht, sondern auch die Obertöne. Der Grad der Disharmonie zweier Klänge ist daher um so größer, je mehr die beiden Grundtöne und die Obertöne (und endlich die Differenztöne, s. unten) Schwebungen von gegen 33 in 1 Sekunde hervorrufen.

Differenztöne.

IV. Endlich können zwei gleichzeitig erklingende Töne oder Klänge noch zur Bildung neuer Töne Veranlassung geben, welche Kombinationstöne genannt werden (vgl. *Hermann*[74]). Man hört nämlich außer den beiden Primärtönen oder -Klängen bei gespannter Aufmerksamkeit einen dritten, neuen Ton, dessen Schwingungszahl gleich der Differenz der Schwingungszahlen der beiden Primärtöne ist. Man nennt diese Töne „Differenztöne“ [oder *Andreas Sorge*sche (1740) oder *Tartini*sche Töne].

Differenztöne höherer Ordnung.

Erklingen z. B. 2 Töne im Verhältnis der Quinte (2 : 3) oder der Quarte (3 : 4) oder der Terz (4 : 5), so hört man zugleich als Differenzton den Grundton = 1. — Klänge, die reich an Obertönen sind, lassen sogar noch Differenztöne höherer Ordnung vernehmen. Läßt man z. B. die Terz (zweier Metallzungenklänge) in höherer Lage, nämlich 16 : 20 (= 4 : 5) erklingen, so hört man als ersten Differenzton leicht den Ton = 4 (Grundton). Dieser Ton 4 bildet aber mit 16 abermals einen Differenzton 2. Ordnung, nämlich 16—4 = 12. Mit Hilfe von Resonatoren vernimmt man sogar noch den Differenzton 3. Ordnung, nämlich 12—4 = 8.

Summationstöne.

Durch *v. Helmholtz*[1] wurde ferner gezeigt, daß ebenso auch neue Töne entstehen können durch Addition der Schwingungszahlen (sog. Summationstöne). Diese sind jedoch schwer zu hören, am besten noch, wenn die beiden primären Töne der mittleren und tiefen Lage angehören und reich an Obertönen sind (*Preyer*[75]).

Bei gleichzeitig angegebenen Klängen kommt auch noch die etwaige Harmonie der Differenztöne in Betracht. Im Dur-Akkorde konsonieren diese, — im Moll-Akkorde findet Dissonanz der Differenztöne statt (*v. Helmholtz*[1]). Daher trägt ersterer den Charakter des Bestimmten, Fertigen, Befriedigenden, während letzterer in dem Gefühle des Unbefriedigenden, Trüben, Ringenden, welches er erregt, die Lösung in bestimmtere, harmonischere Verhältnisse erwünscht erscheinen läßt.

331. Objektive Gehörswahrnehmung.

Richtung des Schalls. — Subjektive Gehörsempfindungen. — Ermüdung des Ohres. — Akustische Nachempfindungen.

Verlegung der Acusticuserregung nach außen.

Werden die Erregungen der Nervenendigungen im Labyrinthe durch einen psychischen Akt auf die in der Außenwelt vorhandene Schallquelle bezogen, so entsteht die objektive Gehörswahrnehmung. Es werden aber nur solche Erregungen nach außen versetzt, welche durch Schwingungen der Luft auf das Trommelfell übertragen werden. Beim Tauchen unter Wasser, bei gefüllten äußeren Gehörgängen, empfindet man alle Schallschwingungen wie im Kopfe selbst entstanden (*Eduard Weber*[76]), ebenso die eigene Stimme bei festverstopften Gehörgängen sowie auch die durch die Kopfknochen geleiteten Schallwellen.

Wahrnehmung der Schallrichtung.

Für die Beurteilung der Richtung, aus welcher der Schall kommt, gibt die jeweilige Stellung beider Gehörgänge zur Schallquelle Anhalt, namentlich wenn zugleich Bewegungen des Kopfes vorgenommen werden. Die Richtung, aus welcher mit Geräuschen verknüpfte Klänge kommen, wird leichter erkannt als die, aus welcher Töne herkommen (*Rayleigh*[77]). Bei gleich starker Erregung beider Ohren verlegen wir die Ursache in die Medianebene nach vorn als eine Schallquelle, jedoch mehr nach der-

selben Seite hin, sobald ein Ohr stärker erregt wird. Die Stellung der Ohrmuscheln, die wie Fangtrichter der Schallstrahlen funktionieren, könnte für die Taxierung der Richtung, aus welcher diese kommen, wichtig sein. Nach *Eduard Weber*[76] unterscheidet man viel schwieriger die Schallrichtung, wenn die Muscheln fest dem Kopfe unmittelbar angedrückt gehalten werden. Setzt man beide Hohlhände so vor die Muscheln, daß sie nach hinten offene Höhlungen abgeben, so hält man einen von vorn her erklingenden Schall leicht für einen aus rückwärts liegender Richtung kommenden. Nach *Mümnich*[78] ist dagegen die Ohrmuschel für die Beurteilung der Schallrichtung bedeutungslos; das wesentlichste Moment für die Erkennung der Richtung ist der Intensitätsunterschied, der sich aus der verschiedenen Entfernung beider Ohren von der Schallquelle ergibt.

Wahrnehmung der Schallentfernung.

Über die Entfernung — der Schallquelle gibt die Stärke der Schwingungen Anhalt, die wir bei bekannten Schallarten durch die Gewöhnung zu bestimmen gelernt haben; doch sind vielfache Täuschungen nicht ausgeschlossen.

Subjektive Gehörsempfindungen.

Zu den subjektiven Gehörsempfindungen — zählen: das Nachklingen, zumal intensiver und anhaltender Klänge. Das Ohrensausen, welches häufig in einer abnormen Blutbewegung (Hyperämie oder Anämie) im Ohre begründet ist, rührt von einer mechanischen Reizung einer Acustieusfaser (etwa durch den Blutstrom) her. Auch abnorme Druckverhältnisse im Labyrinthe können subjektive Geräusche veranlassen. — Unzweifelhaft gibt es auch subjektive Empfindungen rein nervöser Natur am ganzen Nervenapparate. Das Ohrenklingen wird teils auf tetanische Spannung des M. tensor tympani, teils auf Circulationsanomalien zurückgeführt. Auch manche Gifte (Chinin u. a.) erzeugen subjektive Geräusche. — Entotische Wahrnehmungen, welche von Vorgängen herrühren, die innerhalb des Ohres selbst erfolgen, sind das Hören des Pulsschlages in den umgebenden Arterien und sausende Stromgeräusche des Blutes, besonders stark hörbar bei verstärkter Resonanz im Ohre (Verschluß des Gehörganges, der Paukenhöhle, oder Flüssigkeitsansammlung in letzterer), ferner bei gesteigerter Herzaktion, oder bei Hyperästhesie des Acusticus.

Entotische Wahrnehmungen.

Ermüdung.

Das Ohr zeigt die Erscheinungen der Ermüdung, — und zwar beschränkt sich dieselbe nur auf jenen Ton oder jene Tongruppe, denen das Ohr ausgesetzt war, wogegen die Perceptionsfähigkeit des Ohres für andere Töne keine nachweisbare Beeinträchtigung erleidet. Nach wenigen Sekunden tritt jedoch bereits vollständige Erholung wieder ein (*Urbantschitsch*[43]).

Akustische Nachbilder.

Als akustische Nachempfindungen — kann man unterscheiden: — 1. solche, welche den positiven Nachbildern entsprechen und als „Nachhall", „Nachklang" bezeichnet werden können, d. h. es ist die Nachempfindung so eng mit dem abgebrochenen Tone verbunden, daß beide einen einzigen Gehörseindruck in continuo verursachen. — 2. Es existieren auch solche akustische Nachbilder, bei denen sich eine Pause einschiebt zwischen das Ende des objektiven und den Beginn des subjektiven Tones (*Urbantschitsch*[43]).

Sekundäre Sinnesempfindungen.

Bei manchen Menschen ist die Wahrnehmung von Tönen mit dem Auftreten subjektiver Farben- oder Lichtempfindungen vergesellschaftet (Auditio colorata), z. B. der Trompetenton mit der Wahrnehmung von gelb. Seltener beobachtet man Photismen dieser Art bei Erregung der Geschmacks-, Geruchs- oder Gefühlsnerven (*L. Hofmann* 1786, *Sachs* 1812, *Nussbaumer*[79], *Lehmann* u. *Bleuler*[80] u. a.). Es gibt Menschen, bei denen jede Art der Sinnesempfindung zwangsweise eine andere subjektive hervorruft. Häufiger ist es, daß bei intensivem, scharfem Schall eine Miterregung von Gefühlsnerven stattfindet. Hierher gehört das Kälteschaudern, welches manche beim Quietschen eines Schieferstiftes oder bei ähnlichen Schrilltönen empfinden. Nach *Urbantschitsch*[43] bestehen zwischen allen Sinnesorganen analoge Wechselbeziehungen: Beschattung der Augen schwächt meist das Hören, subjektive Gehörsempfindungen werden durch Licht mehr gesteigert, Geschmacksempfindungen werden durch rot und grün oftmals gesteigert u. dgl. (vgl. § 308, Schluß).

Erregung des Gehörs durch heterologe Reize.

Der Gehörapparat kann außer durch Schallschwingungen auch noch durch andere, heterologe Reize erregt werden. Mechanisch wird er erregt bei plötzlichem Schlag oder Stoß gegen das Ohr. Setzt man luftdicht die Fingerspitze in den Gehörgang und macht eine zitternde Bewegung, so vernimmt man durch die Verdichtung und Verdünnung der Luft im äußeren Gehörgange ein singend klingendes Geräusch. Bei galvanischer Reizung des Gehörorganes treten Gehörswahrnehmungen hauptsächlich bei hyperämischen

und irritativen Zuständen auf, durch welche die Erregbarkeit des Gehörorgans gesteigert ist. Die Resultate der Reizung entsprechen dann durchaus dem *Pflüger*schen Gesetze (§ 255): Kathodenschließung erzeugt Ohrenklingen, Anodenöffnung ein tieferes Sausen. Während des Geschlossenseins besteht schon bei schwächeren Strömen Dauerreaktion. Sogar bei völliger Taubheit kann diese typische Reaktion erhalten sein (vgl. *Brenner*[81], *Kiesselbach*[82]).

332. Der Vestibularapparat. Der statische Sinn.[83]

Vestibular-apparat.

Von der größeren Mehrzahl der Forscher wird nur die Schnecke als Endorgan des Gehörssinnes angesehen, die übrigen Teile des Labyrinthes: Säckchen und Bogengänge, die auch zusammen als Vestibularapparat bezeichnet werden, haben nichts mit akustischen Wahrnehmungen zu tun (vgl. die abweichenden Ansichten *Hensens*[34, 72], pag. 837). Sie vermitteln vielmehr die Empfindungen der Lage und der Bewegungen des Kopfes und mittelbar des ganzen Körpers; diese Empfindungen werden auch unter der (nicht sehr treffenden) Bezeichnung: statischer Sinn zusammengefaßt. Als das spezifische Endorgan dieses Sinnes ist der Vestibularapparat anzusehen.

Statischer Sinn.

Gleichgewichtsstörungen nach Verletzung der Bogengänge.

Flourens[84] (1828) entdeckte, daß Zerstörung der halbzirkelförmigen Kanäle (Bogengänge) des Labyrinthes bei Tauben auffallende Bewegungsstörungen zur Folge hat.

Charakteristisch ist die pendelnde Bewegung des Kopfes in der Richtung der Ebene des verletzten Bogenganges. Wird der horizontale Bogengang durchschnitten, so dreht sich der Kopf (der Taube) abwechselnd nach rechts und links. Die Drehungen treten zumal hervor, wenn das Tier Bewegungen intendiert; ruht dasselbe, so treten sie zurück. Die Erscheinung kann selbst monatelang dauern. Verletzung der hinteren vertikalen Gänge verursacht starke auf- und niedergehende Nickbewegungen, wobei das Tier nicht selten nach vorn oder hinten überstürzt. Verletzung endlich der oberen vertikalen Bogengänge bewirkt ebenfalls pendelnde Vertikalbewegungen des Kopfes mit öfterem Vornüberfallen. Bei Zerstörung aller Gänge erfolgen vielfach verschiedene pendelnde Kopfbewegungen, die das Stehen oft unmöglich machen. *Breuer*[85] sah bei mechanischer, thermischer und elektrischer Reizung der Kanäle analoge Drehungen des Kopfes eintreten. *Ewald*[86] strich in den angebohrten knöchernen Kanal Plombierungsmasse, komprimierte dadurch den häutigen Kanal und brachte ihn so zu Verödung; später kann dann der Kanal durchschnitten oder herausgenommen werden, ohne daß Endolymphe verloren geht. Die gleiche Wirkung wie durch Plombierung läßt sich durch Cocainisierung der Gänge erzielen (*König*[87], *Breuer*[88]). — Nach vollständiger beiderseitiger Entfernung des Labyrinthes (*Ewald*[86]) bei Tauben gehen die anfangs sehr auffallenden Erscheinungen nach Monaten stark zurück; es verbleibt vor allem eine sehr auffallende Schlaffheit der Muskulatur (s. unten). — Auch bei anderen Tieren sind zahlreiche Versuche am Labyrinth ausgeführt worden; besonders leicht gelingt die Entfernung des Labyrinths beim Frosche (*Schrader*[89]).

Goltz[90] erklärte zuerst die Erscheinungen nach Verletzung der Bogengänge durch die Annahme, daß diese ein Sinneswerkzeug für das Gleichgewicht des Kopfes darstellten. *Mach*[91], *Breuer*[85], *Brown*[92] stellten dann 1874 gleichzeitig die Theorie auf, die im Prinzip jetzt so gut wie allgemein angenommen ist.

Mach-Breuersche Theorie.

Nach der *Mach*[91]-*Breuer*schen[85] Theorie von der Funktion des Vestibularapparates muß man unterscheiden die Empfindungen, die uns durch die Bogengänge, und die Empfindungen, die uns durch die Säckchen vermittelt werden.

Empfindung der Beschleunigung bei Drehbewegungen.

Die Bogengänge stellen das Organ für die Empfindung der Beschleunigung bei Drehbewegungen des Kopfes, resp. des Körpers dar. Bei jeder Drehbewegung des Kopfes wird im Anfang der Bewegung infolge der Trägheit die Endolymphe in demjenigen Kanal, in dessen Ebene die Drehung erfolgt, etwas gegen die Wände des Ganges zurückbleiben, also eine Strömung im entgegengesetzten Sinne ausführen müssen; dadurch werden die Haare der Sinneszellen in den Ampullen, die in das

Innere des Kanales hineinragen, erregt werden müssen. Ist die Bewegung eine gleichförmige geworden, so bewegen sich endolymphatischer Inhalt und Wand des Kanales mit derselben Geschwindigkeit und die Haare der Sinnesepithelien kehren wieder in ihre Ruhelage zurück: es findet also keine Erregung mehr statt. Wird endlich die Drehbewegung wieder verlangsamt (negative Beschleunigung) und angehalten, so wird die Endolymphe infolge der Trägheit sich noch einen Moment im Kanale weiterbewegen und so wiederum zu einer Erregung der Haare der Sinnesepithelien Veranlassung geben. Also nur bei einer positiven oder negativen Beschleunigung der Drehbewegung findet eine Erregung der Nervenendigungen in den Ampullen statt, nicht bei gleichmäßiger Geschwindigkeit der Bewegung. In der Tat wird eine Drehbewegung, sobald sie gleichförmige Geschwindigkeit erlangt hat, nicht mehr als solche empfunden (natürlich bei geschlossenen Augen und bei Vermeidung willkürlicher Kopfbewegungen), sondern wir empfinden nur den Anfang und das Ende der Bewegung, so lange eine Zunahme oder Abnahme der Geschwindigkeit stattfindet. Nach plötzlichem Anhalten der Bewegung haben wir die Empfindung einer Drehung im umgekehrten Sinne (Drehschwindel). Diese Beobachtungstatsachen stehen mit der Theorie im besten Einklange.

Drehschwindel.

Bei der außerordentlichen Kleinheit der Bogengänge muß die Reibung des Inhalts an der Wand so bedeutend sein, daß es zu irgend einer erheblichen eigentlichen Strömung des Inhaltes im Kanale nicht kommen kann, es handelt sich nur um eine sehr geringfügige Verschiebung des Inhaltes. Die Wirkung der Endolymphe auf die Haare der Sinnesepithelien ist daher eine Stoßwirkung.

Erfolgt die Drehbewegung nicht genau in der Ebene eines Kanales, so werden je nachdem zwei oder alle drei Kanäle beeinflußt werden.

Empfindung der Lage im Raume.

Die Säckchen stellen nach *Breuer*[85] das Organ für die Empfindung der Lage des Kopfes im Raume dar. Im Gegensatz zu den Vorgängen in den Bogengängen, in denen eine Erregung der Nervenendigungen nur während der Beschleunigung einer Drehbewegung stattfindet, werden in den Säckchen durch die Schwerkraft dauernde Erregungen ausgelöst, indem die Otolithen infolge ihrer Schwere bei den verschiedenen Stellungen des Kopfes jedesmal einen andersartigen Druck oder Zug auf die Sinneshaare der Maculae acusticae ausüben. So wird uns die Empfindung der Lage, in der sich in jedem Augenblicke unser Kopf zur Senkrechten befindet, vermittelt. Außerdem können die Säckchen aber auch die

Empfindung der Beschleunigung bei Progressivbewegung.

Empfindung der Beschleunigung bei geradliniger (Progressiv-) Bewegung (welche auf die Endolymphe der Bogengänge keine Wirkung ausüben kann) vermitteln, indem sie infolge der Trägheit im Sinne der Bewegung zurückbleiben und so Verbiegungen der Sinneshaare bewirken. Doch ist die Empfindung der Progressivbeschleunigung nur schwach vorhanden (*Nagel*[83]).

Reflexe vom Vestibularapparat.

Außer den Erregungen, die uns die bewußte Wahrnehmung der Lage und der Beschleunigung bei Bewegungen vermitteln, gehen vom Vestibularapparat aber auch noch reflektorische Erregungen aus. Sie

Augen- und Kopfbewegungen.

betreffen zunächst — die kompensatorischen Augen- und Kopfbewegungen (vgl. § 266). Bei den verschiedenen Bewegungen des Kopfes und des ganzen Körpers erfolgen reflektorische Bewegungen der Augen resp. des Kopfes, durch welche die Augen ihre primäre Ruhestellung beizubehalten streben. Nach Zerstörung der Labyrinthe fallen diese Augenbewegungen fort, andrerseits werden sie durch Reizungen des Vestibularapparates ausgelöst (vgl. *Kubo*[93], *Bartels*[94]). Mit dem Auftreten des Schwindelgefühls

kann unwillkürliches Hin- und Herschwanken der Bulbi (Nystagmus) verbunden sein.

Legt man auf die geschlossenen Augenlider je 2 Finger und dreht sich schnell auf den Fersen im Kreise herum, so fühlt man deutlich den Nystagmus der Bulbi (*Kreidl*[95]).

Labyrinthtonus.

Das Labyrinth beherrscht weiterhin auf reflektorischem Wege den Tonus der gesamten Muskulatur: Labyrinthtonus (*Ewald*[86]). Nach beiderseitiger Zerstörung des Labyrinthes tritt daher eine auffallende Schlaffheit der ganzen Muskulatur auf (vgl. pag. 841). Nach *Ewald* u. *Willgerodt*[96] tritt auch die Totenstarre bei Tieren, denen das Labyrinth einseitig zerstört ist, auf der Seite der Verletzung später als auf der anderen ein (vgl. pag. 477).

Der tonisierende Einfluß des Labyrinthes auf die Muskulatur kann dem allgemeinen tonisierenden Einfluß der hinteren Wurzeln auf die vorderen an die Seite gestellt werden (Reflextonus, vgl. pag. 654) (*Nagel*[83]).

Das Centralorgan für die von dem Vestibularapparat ausgelösten Reflexe ist das Kleinhirn (§ 294), mit dem die Säckchen und Bogengänge durch den N. vestibularis in Verbindung stehen. Dem Kleinhirn fließen außer den Erregungen von Seiten des Vestibularapparates auch noch vielfältige andere sensible Erregungen zu; die Gesamtheit derselben wird hier benutzt zur reflektorischen Beeinflussung der Bewegungen im Sinne einer harmonischen Ausführung derselben und für die Aufrechterhaltung des Körpergleichgewichtes.

Elektrischer Schwindel beim Menschen.

Läßt man beim Menschen einen elektrischen Strom durch den Kopf gehen, indem man die Elektroden in die Fossae mastoideae hinter beide Ohren setzt, und zwar so, daß der + Pol rechts, der — Pol links steht, so erfolgt beim Schluß unter starkem Schwindelgefühl Hinsinken des Kopfes und Körpers gegen den + Pol hin, während sich die Objekte der Außenwelt nach links hin zu verschieben scheinen. Sind während des Stromes die Augen geschlossen, so wird die Scheinbewegung auf das Individuum selbst übertragen, so daß es das Gefühl der Drehung nach links hin hat. In dem Momente, in welchem der Kopf gegen die Anode sinkt, wenden sich auch die Augen dorthin und geraten häufig in Nystagmus (*Hitzig*[83]). Der elektrische Strom wirkt hierbei wahrscheinlich erregend auf die Nervenendigungen im Vestibularapparat.

Pathologisches: Gewaltsame Einspritzungen in die Ohren, Mittelohrentzündungen usw. können Schwindel mit Nystagmus hervorrufen (vgl. pag. 625). — Bei der sog. *Menière*schen Krankheit (vgl. *v. Frankl-Hochwart*[96a]) treten infolge von krankhaften Prozessen im Labyrinth oder am Stamme des Acusticus neben Schwerhörigkeit oder Taubheit starker Schwindel, Zwangsbewegungen, Unsicherheit im Stehen und Gehen auf. — Bei Taubstummen finden sich pathologische Veränderungen der Schnecke in 40%, des Vestibulums in 40%, der Bogengänge in 56% (*Myding*[97]). *Kreidl*[95] fand nun, daß in 50% der von ihm untersuchten Taubstummen bei Drehung um die senkrechte Körperachse kein Nystagmus auftrat, wie bei Normalen. *James*[98] fand bei Taubstummen häufig Störungen in der Orientierung über ihre Lage, wenn sie unter Wasser tauchten, bei rascher Drehung um die Längsachse wurde ein großer Teil der Taubstummen nicht schwindlig.

333. Vergleichendes.[99] — Historisches.

Fische.

Die niedrigsten Fischformen, die Cyclostomen (Neunaugen), besitzen nur ein borstentragendes, otolithenhaltiges Säckchen mit zwei Bogengängen; die Myxinoiden haben sogar nur einen Bogengang. Die meisten übrigen Fische führen jedoch den Utriculus mit drei halbzirkelförmigen Kanälen in typischer Ausbildung. Die Knochenfische haben die erste Andeutung des vom Sacculus ausgehenden Schneckenkanales in der *Brechet*schen Cysticula (Fig. 268. *IV, C*). Da den Fischen ein Analogon der Schnecke, des eigentlichen Organs für die Gehörswahrnehmung (vgl. pag. 837), fehlt, so müßten sie taub sein. In der Tat sollen nach *Kreidl*[100] Karpfen auf Gehörsreize überhaupt gar nicht reagieren durch den Gehörapparat, sondern nur durch ihren hoch entwickelten Hautsinn, der durch die Schallwellen erschüttert wird. Nach *Zennek*[101] sollen dagegen Fische auf Töne reagieren.

Piper[102] erhielt elektromotorische Wirkungen vom Gehörorgan der Fische bei akustischen
Amphibien. Reizen. — Die Amphibien stehen im allgemeinen im Labyrinthbau den Fischen ziemlich nahe, namentlich fehlt ihnen noch ein typischer Ausbau der Schnecke. Die meisten von ihnen (außer dem Frosch) haben keine Trommelhöhle. Es existiert nur die Fenestra ovalis (nicht auch die rotunda), welche beim Frosche durch drei Gehörknöchelchen mit dem
Reptilien. freiliegenden Trommelfell in Verbindung steht. — Bei den Reptilien gewinnt der dem Schneckenkanale entsprechende Anhang des Sacculus bereits eine deutlichere Gestalt, bei den Schildkröten ist die Anlage zwar noch einfach sackförmig, bei den Krokodilen aber länger, bereits etwas gekrümmt und am Ende erweitert. Bei allen Reptilien existiert zuerst auch das runde Fenster, wodurch die Schnecke mit dem Vorhof in Verbindung steht. Die Schnecke ist bereits in eine Scala tympani und Sc. vestibuli geteilt bei den Krokodilen
Vögel. und Vögeln. Die Schlangen haben keine Trommelhöhle. — Bei den Vögeln kommt es zu einer Verschmelzung beider Säckchen (Fig. 268. *III, U S*); der Schneckenkanal *(U C)*, welcher mittelst einer feinen Röhre *(C)* mit dem Säckchen vereint ist, ist schon länger, er kann Andeutungen spiraliger Drehungen zeigen und besitzt ein flaschenförmiges, blindes Ende, die Lagena *(L)*; (ebenso bei den Krokodilen). Die Gehörknöchelchen sind bei Reptilien und Vögeln auf ein säulenartiges reduziert, welches dem Steigbügel entspricht und Columella
Säuger. heißt. — Die niedersten Säuger (Echidna, Schnabeltier) stehen der Bildung beim Vogel noch nahe; die höheren Säuger jedoch zeigen den Typus der Bildung des Gehörorganes wie der Mensch (Fig. 268. *II*). — Nach *G. Retzius*[103] besitzen alle Vertebraten als Endorgane des Gehörnerven sogenannte Haarzellen.

Wirbellose. Unter den **Wirbellosen** — finden sich weit verbreitet, so z. B. bei Medusen (im Rande des Schirms, sog. Randkörper), Ringelwürmern, Crustaceen und Weichtieren, Organe in Form eines runden, mit Flüssigkeit gefüllten Bläschens, dessen Wand mit Nerven in Verbindung steht. Die Bläschenwand trägt mit Wimpern versehene Zellen (vgl. Haarzellen, pag. 827), das Bläschen enthält in seinem Innern entweder nur einen, konzentrisch geschichteten Otolithen, oder zahlreichere, krystallinische. Die Otolithen bestehen aus einer organischen Grundlage, die von Kalksalzen imprägniert ist. Diese Organe wurden früher ohne weiteres als Gehörorgane angesprochen: zahlreiche Untersuchungen haben aber ergeben, daß die Wirbellosen akustische Wahrnehmungen, wie sie bei den höheren Wirbeltieren vorkommen, überhaupt nicht besitzen. Die Otolithen-Organe der Wirbellosen sind vielmehr dem Vestibularapparat der höheren Tiere gleichzustellen. sie dienen wie dieser zur Regulierung des Gleichgewichts, indem die Otolithen bei jeder Abweichung von der gewöhnlichen Haltung stärker nach einer Seite hin auf die Grundlage drücken; diese Organe werden daher als Statocysten, die Inhaltskörper als Statolithen (die größeren) oder Statoconien (die kleinsten) bezeichnet (*Verworn*[104]). Bei den Krebsen und Cephalopoden, sowie bei einer Meeresschnecke (Pterotrachea) ist die physiologische Bedeutung der Statocysten als Gleichgewichtsorgane experimentell erwiesen: nach Entfernung der Statocysten traten Bewegungsstörungen beim Schwimmen auf bis zur vollständigen Unfähigkeit, das Körpergleichgewicht aufrecht zu erhalten. Auch ließen sich Beziehungen der Statocysten zu dem Tonus der Muskulatur und zu kompensatorischen Augenbewegungen nachweisen. Bei Krebsen gelang es sogar *Kreidl*[105] durch experimentell gesetzte Lageveränderungen der Statolithen innerhalb der Statocysten Bewegungen im Sinne einer Regulierung des Körpergleichgewichts hervorzurufen. Den frisch gehäuteten Tieren wurde feinster Eisenstaub dargeboten, sie führten sich darauf selbst kleinste Eisenpartikel als Statolithen in die Bläschen ein und diese konnten nun mit Hilfe eines Elektromagneten von außen aus bewegt werden: es traten danach entsprechende Bewegungen der Tiere ein.

Bei den Insekten sind an sehr verschiedenen Stellen des Körpers, am häufigsten in den Tibien (Laubheuschrecken, Grillen) eigenartige Organe gefunden worden, die als Tympanal- oder Chordotonalorgane bezeichnet werden. Sie bestehen aus einem Trommelfell, dem eine Tracheablase anliegt, und enthalten charakteristische Nervenendigungen („Hörstifte"). Diese Organe sind vielfach als akustische Sinnesorgane angesehen worden; es ist aber durchaus zweifelhaft, ob diese Auffassung berechtigt ist.

Historisches. **Historisches.** — *Empedokles* (473 v. Chr.) verlegt in die Schnecke die Gehörsempfindung. Der *Hippokrates*schen Schule ist das Paukenfell wohlbekannt; *Aristoteles* kennt (384 v. Chr.) die *Eustachius*sche Trompete. Nach *Cassius Felix* (97 n. Chr.) soll während des Gähnens das Hören erschwert sein. *Vesal* (1571) beschreibt den M. tensor tympani: *Ingrassias* (1546) den Steigbügel, er bringt die Tätigkeit des Tensor mit dem genauen Hören in Verbindung. — *Cardanus* (1560) erwähnt zuerst die Schalleitung durch die Kopfknochen. Genauere Beschreibungen von feineren Ohrteilen lieferte *Fallopia* (1561), er beschrieb den Vorhof, die halbzirkelförmigen Kanäle, die Chorda tympani, die zwei Fenster, die Schnecke und den Aquaeductus; — *Eustachius* († 1570) den Modiolus und die Scala ossea der Schnecke, die Tube sowie die Muskeln der Ohrmuschel, *Plater* die Ampullen

(1583), *Casseri* (1600) die Lamina spiralis membranacea cochleae. *Sylvius de le Boë* entdeckte (1667) das nach ihm benannte Knöchelchen, *Vesling* (1641) den M. stapedius. — *Mersenne* (1618) kannte bereits die Obertöne; *Gassendus* berichtet zuerst (1658) über die Schnelligkeit des Schalles; *Follius* beschreibt genauer (1645) das häutige Labyrinth und den nach ihm benannten Hammerfortsatz. — *Tulpius* (1641) erwägt die Möglichkeit des Luftdurchdringens durch die Ohren (bei durchlöchertem Trommelfell) [was merkwürdigerweise *Alkmäon* (580 v. Chr.) bei Ziegen als normal angibt]. Über das etwaige Vorhandensein eines normalen Loches im Trommelfell (Foramen Rivini) wurde vielfach gestritten. *Scarpa* zergliederte aufs neue das Ohr mit Meisterschaft. Schon von *Perrault* (1666) wurde eine der *v. Helmholtz*schen ähnliche Theorie über die Wahrnehmung der Tonhöhe durch die Schnecke aufgestellt. *Berzelius* untersuchte chemisch das Ohrenschmalz, *Krimer* das Labyrinthwasser. Nach *Autenrieth* sollten die drei, verschieden gestellten, halbzirkelförmigen Kanäle den Schall aus der betreffenden Richtung wahrnehmen helfen. Die Akustik wurde wesentlich durch *Chladni* (1802) gefördert. Das gehaltreichste Werk über das Gehörorgan der Wirbeltiere schrieb *G. Retzius* (1881—1884).

Literatur (§ 320—333).

1. Zusammenfassende Darstellung: *v. Helmholtz:* Die Lehre von den Tonempfindungen. Braunschweig 1862, 6. Ausg. 1913. *Hensen:* Hermanns Handbuch d. Physiol. Leipzig 1879. **3**, 2. Teil, 1. E. P. **1**, 2, 1902, 847. — 2. *Lucae:* V. A. **25**, 1862, 332. **29**, 1864, 33. A. O. **1**, 1864, 303. C. m. W. 1863, Nr. 40, 41. 1865, Nr. 13. — 3. *Kessel:* A. O. **18**, 1882. 120. — 4. *Mader:* S. W. A. **109**, 3. Abt., 1900. — 5. *E. H. Weber:* De pulsu, auditu et tactu. Lips. 1834, 41. — 6. *Mach:* S. W. A. **48**, 2. Abt., 1863, 283. — 7. *Rinne:* P. V. **1**, 1855. 71. Z. r. M. (3) **24**, 1865, 26. — 8. *H. Frey:* C. P. **17**, 1903, 28. Z. P. P. **28**, 1902, 9. **33**, 1903, 355. — 9. *Schneider:* Diss. Marburg 1855. — 10. *Harless:* Wagners Handwörterb. d. Physiol. **4**, 1853. — 11. *Esser:* Annales d. scienc. natur. 1832, 1. — 12. *Mach:* A. O. 1874, 72. Ann. d. Phys. 1873, 421. — 13. *Politzer:* A. O. **1**, 1864, 59. **6**, 1873. 41. — 14. *Lucae:* A. O. **53**, 1901, 37. **54**, 1902, 274. — 15. *v. Helmholtz:* P. A. **1**, 1869, 1. — 16. *Fick:* A. O. **24**, 167. — 17. *E. Weber:* L. B. 1851, 29. — 18. *Buck:* Arch. f. Augen- u. Ohrenheilk. **1** (2), 1870, 121. — 19. *Burnett:* Arch. f. Augen- u. Ohrenheilk. **2** (2), 1872, 64. — 20. *Mach* u. *Kessel:* S. W. A. **66**, 3. Abt., 1872. **69**, 3. Abt., 1874, 221. — 21. *Politzer:* S. W. A. 1861, 427. — 22. *Bockendahl:* A. O. **16**, 1 u. 241. — 23. *Hammerschlag:* S. W. A. **108**, 3. Abt., 1899. **110**, 3. Abt., 1901. — 24. *Schapringer:* S. W. A. 1870, 571. — 25. *Hensen:* A. P. 1878, 312. P. A. **87**, 1901, 355. — 26. *Lucae:* B. k. W. 1874, Nr. 14. — 27. *Politzer:* S. W. A. **43**, 2. Abt., 1861, 431. A. O. **9**, 1875, 162. — 28. *Ostmann:* A. P. 1899, 546. — 29. *Politzer:* Würzb. naturw. Zeitschr. 1861, 92. — 30. *Tröltsch:* A. O. **1**, 1864, 15. — 31. *Kreidl:* C. P. **13**, 1899, 23. — 32. *Kretschmann:* P. A. **108**, 1905, 499. — 33. *Deetjen:* Z. B. **39**, 1900, 159. — 34. *Hensen:* M. m. W. 1899, Nr. 14. — 35. *Kolmer:* E. P. **11**, 1911, 372. — 36. *Schaefer:* Z. P. P. **21**, 1899, 166. — 37. *F. A. Schultze:* Passow-Schaefers Beiträge z. Anat., Physiol., Pathol. u. Therap. d. Ohrs, der Nase u. d. Halses. **1**, 1908, 134. Ann. d. Physik (4) **24**, 1907, 785. — 38. *Melde:* P. A. **71**, 1898, 441. Wiedemanns Annal. **67**, 1899, 781. — 39. *König:* Wiedemanns Annal. **69**, 1899, 626, 721. — 40. *Galton:* Inquiries into human faculty and its development. London 1883. Vgl. Ann. d. Phys. 1900, 469. — 41. *Zwaardemaker:* Z. O. **24**, 1. A. O. **32**, 1891, 53. Z. P. P. **7**, 1894, 10. — 42. *Abraham* u. *Brühl:* Z. P. P. **18**, 1898, 177. — 43. *Urbantschitsch:* P. A. **24**, 1881, 574. **25**, 1881, 323. **27**, 1882, 436. **31**, 1883, 280. **42**, 1888, 154. **106**, 1905, 93. **110**, 1905, 437. — 44. *Geigel:* D. A. k. M. **100**, 1910, 24. — 45. *Höring:* Diss. Tübingen 1864. — 46. *Mach:* S. W. A. 1865, 133. — 47. *Vierordt:* Der Zeitsinn. Tübingen 1868. — 48. *Preyer:* Über die Grenzen d. Tonwahrnehmung. Jena 1876. — 49. *Barth:* D. m. W. 1906, Nr. 46. 1907, 383. — 50. *Freytag:* Z. O. **53**, Heft 2 u. 3. — 51. *Bezold:* Das Hörvermögen der Taubstummen. Wiesbaden 1896. Nachträge 1897 u. 1900. Die funktionelle Prüfung des menschl. Gehörorganes 1897. — 52. *Vierordt:* Die Schall- und Tonstärke und das Schalleitungsvermögen d. Körper. Tübingen 1885. — 53. *Wien:* Diss. Berlin 1888. Wiedemanns Annal. **36**, 1889, 834. — 54. *Schaefer:* Wiedemanns Annal. **57**, 1896, 785. — 55. *Barth:* Z. O. **18**, 1887, 30. — 56. *Jacobson:* A. P. 1887, 476. A. O. **25**, 1887, 40. *Jacobson* u. *Cowl:* A. P. 1903, 1. — 56a. *Zoth:* P. A. **124**, 1908, 157. **137**, 1911, 545. — 57. *Schafhäutl:* Abhandl. d. mathem.-physik. Klasse d. Münchn. Akad. d. Wiss. **7**, 1855, 501. — 58. *Töpler* u. *Boltzmann:* Pogg. Annal. 1870, 321. — 59. *Rayleigh:* P. R. S. **26**, 1878, 248. Philos. Mag. (5) **38**, 1894, 365. — 60. *H. Landois:* Tierstimmen. Freiburg i. B. 1874. — 61. *Renz* u. *Wolff:* A. p. H. 1856, 185. — 62. *Hensen:* Z. B. **23**, 1887, 291. **28**, 1891, 39. — 63. *Pipping:* Z. B. **27**, 1890, 1 u. 433. **31**, 1895, 524. **85**, 1901, 59. **91**, 1902, 310. Über die Theorie d. Vokale. Helsingfors 1894. Aus Acta societat. scient. finnic. 20, Nr. **11**. Zur Phonetik d. menschl. Sprache. Helsingfors 1899. — 64. *Hermann:* P. A. **45**, 1889, 582. **47**, 1890, 42, 44

u. 347. **48**, 1891, 181, 543 u. 574. **49**, 1891, 499. **53**, 1893, 1. **56**, 1894, 467. **58**, 1894, 255 u. 264. **59**, 1895, 104. **61**, 1895, 169. **83**, 1900, 1 u. 33. **86**, 1901, 92. **89**, 1902, 600. **91**, 1902, 135. **139**, 1911, 1. **141**, 1911, 1. — 65. *König:* Ann. d. Physik. **146**, 1872, 161. — 66. *Nagel* u. *Samojloff*: A. P. 1898, 505. — 67. *Hasse*: Zeitschr. f. wiss. Zool. **17**. — 68. *Hensen:* Zeitschrift f. wiss. Zool. **13**, 1863, 486. — 69. *Wittmaack:* Z. O. **54**, 1907, 37. **59**, 1909, 211. P. A. **120**, 1907, 249. — 70. *Yoshii:* Z. O. **58**, 1909, 201. — 71. *Ewald:* P. A. **76**, 1899, 147. **93**, 1903, 485. **131**, 1910, 188. — 72. *Hensen:* P. A. **119**, 1907, 249. — 73. *Lucae:* A. O. **79**, 1909, 246. — 74. *Hermann:* P. A. **122**, 1908, 419. — 75. *Preyer:* Wiedemanns Ann. **38**, 1889, 131. — 76. *E. Weber:* L. B. 1851. — 77. *Rayleigh:* Nature **14**, 32. — 78. *Münnich:* Passow-Schäfers Beitr. z. Anat., Physiol., Pathol. und Therapie d. Ohrs, der Nase u. d. Halses. **3**. 1909, 1. In.-Diss. Berlin 1908. — 79. *Nussbaumer:* Mitteil. d. ärztl. Vereins in Wien 1873, Nr. 5. — 80. *Bleuler u. Lehmann*: Zwangsmäßige Lichtempfindung durch Schall. Leipzig 1881. — 81. *Brenner:* Unters. u. Beobacht. auf d. Gebiete der Elektrotherapie. Leipzig 1868/69. — 82. *Kiesselbach*: P. A. **31**, 1883, 95 u. 377. — 83. Zusammenfassende Darstellung: *v. Stein:* Die Lehre von den Funktionen der einzelnen Teile d. Ohrlabyrinthes. Deutsche Ausgabe von v. Krzywicki. Jena 1894. *Stern:* A. O. **39**, 1895, 248. *Nagel* in Handbuch d. Physiologie. Braunschweig 1905, **3**, 2, pag. 734 u. 778. *Kreidl:* E. P. **5**, 1906, 572. *Hitzig:* Der Schwindel. 2. Aufl. von Ewald u. Wollenberg, in Nothnagels Spez. Pathol. u. Therapie. Wien u. Leipzig 1911. — 84. *Flourens:* Mém. de l'Acad. **9**, 1828. C. r. **52**, 1861, 673. — 85. *Breuer:* Wiener med. Jahrb. 1874, 72. 1875, 87. P. A. **44**, 1889, 135. **48**, 1891, 195. **68**, 1897, 596. — 86. *Ewald:* Physiol. Unters. über d. Endorgan d. N. octavus. Wiesbaden 1892. — 87. *König:* Thèse. Paris 1897. C. P. **12**, 1898, 694. — 88. *Breuer:* S. W. A. **112**, 1903. — 89. *Schrader*: P. A. **41**, 1887, 75. — 90. *Goltz:* P. A. **3**, 1870, 172. — 91. *Mach:* S. W. A. **68**, 1873. **69**, 1874. Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875. — 92. *Brown*: Journ. of anat. u. physiol. **8**, 327. — 93. *Kubo:* P. A. **114**, 1906, 143. **115**, 1906, 457. — 94. *Bartels*: v. Graefes Arch. **76**, 1910, 1. — 95. *Kreidl:* P. A. **51**, 1892, 119. — 96. *Ewald* u. *Willgerodt:* P. A. **63**, 1896, 521. — 96 a. *v. Frankl-Hochwart:* Der Menièresche Symptomenkomplex. Wien 1906. — 97. *Myding:* A. O. **25**, 76. — 98. *James:* Amer. journ. of otology 1887. — 99. *Mangold:* Gehörssinn u. statischer Sinn, in Wintersteins Handbuch der vergl. Physiol. Jena 1912, **4**, 841. — 100. *Kreidl:* P. A. **61**, 1895, 450. **63**, 1896, 581. — 101. *Zennek:* P. A. **95**, 1903, 346. — 102. *Piper:* M. m. W. 1906, 1785. C. P. **20**, 1906, 293. Med. Klin. 1906, Nr. 41. A. P. 1910, Suppl., 1. — 103. *Retzius:* Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm 1881—1884. — 104. *Verworn:* P. A. **50**, 1891, 423. — 105. *Kreidl:* S. W. A. **102**, 1893, 149.

Der Geruchsinn.[1]

334. Bau des Geruchsorganes.

Die Regio olfactoria.

Das Gebiet der Endausbreitung des Geruchsnerven, die Regio olfactoria (gegen 500 mm^2 umfassend, *v. Brunn*[2]), begreift beim Menschen nur den oberen Teil des Septums, die Mitte der oberen Muschel (Fig. 273, *Cs*); versprengte Inseln oder Halbinseln liegen in der Umgebung dieses Hauptgeruchsgebietes. Die ganze übrige Partie der Nasenhöhle wird als Regio respiratoria bezeichnet. Der Unterschied beider Regionen ist folgender: 1. Die Regio olfactoria besitzt eine dickere Schleimhaut; — 2. sie trägt [während die Regio respiratoria ein mit Becherzellen gemischtes, zweischichtiges Flimmerepithel führt] ein 0,06 *mm* dickes, einschichtiges Cylinderepithel (Fig. 272 *E*), dessen oft wurzelartig verzweigte Fußenden ein gelbliches bis braunrotes Pigment enthalten (stärker bei Tieren), wodurch — 3. die Riechregion sich durch eine entsprechende Färbung auszeichnet; — 4. sie enthält ferner eigentümliche keulenförmige Schlauchdrüsen (*Bowman*sche Drüsen), während die Pars respiratoria vornehmlich acinöse Drüsen führt. Lymphfollikel liegen in der Schleimhaut unter dem Epithel, aus ihnen wandern zahlreiche Leukocyten auf die freie Fläche. — 5. Endlich enthält die Regio olfactoria die Endapparate des N. olfactorius (*Max Schultze*[3], 1856). Zwischen den langen Cylinderepithelien *(E)* der Oberfläche liegen die Riechzellen *(N)* zerstreut. Ein spindelförmiger Zellenleib mit großem, Nucleolus führendem Kern sendet aufwärts zwischen die Cylinderzellen ein 0,9—1,8 μ breites, glattes Stäbchen, von dessen Spitze 6—8 feinste Riechhaare hervorstehen. Eine sehr zarte, die Epitheloberfläche bedeckende strukturlose Membrana limitans läßt durch entsprechende Poren die peripheren Fortsätze der Riechzellen hindurchtreten (*v. Brunn*[4]). Die Riechzellen der Regio olfactoria sind Ganglienzellen, die Achsencylinderfortsätze derselben verlaufen in der Bahn der Fila olfactoria zum Bulbus olfactorius; über den weiteren Verlauf vgl. § 259. — Nach *C. K. Hoffmann*[5] u. *Exner*[6] verwandeln sich nach Durchschneidung der Riechnerven die spezifischen Endapparate in ein

Bau der Regio olfactoria.

Spezifische Endapparate.

Riechhaare.

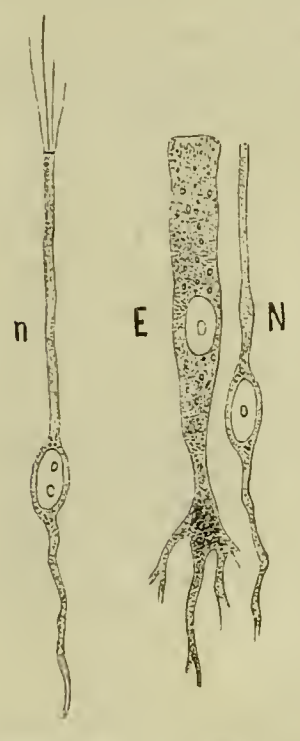
flimmerloses Cylinderepithel (Frosch), bei Warmblütern zerfallen sie fettig; aber mit ihnen zugleich zeigen die zwischenliegenden Epithelien Zeichen der Entartung (*Hoffmann*[5], *Lustig*[7] u. a.).

335. Geruchsempfindung.

Art der Einwirkung.

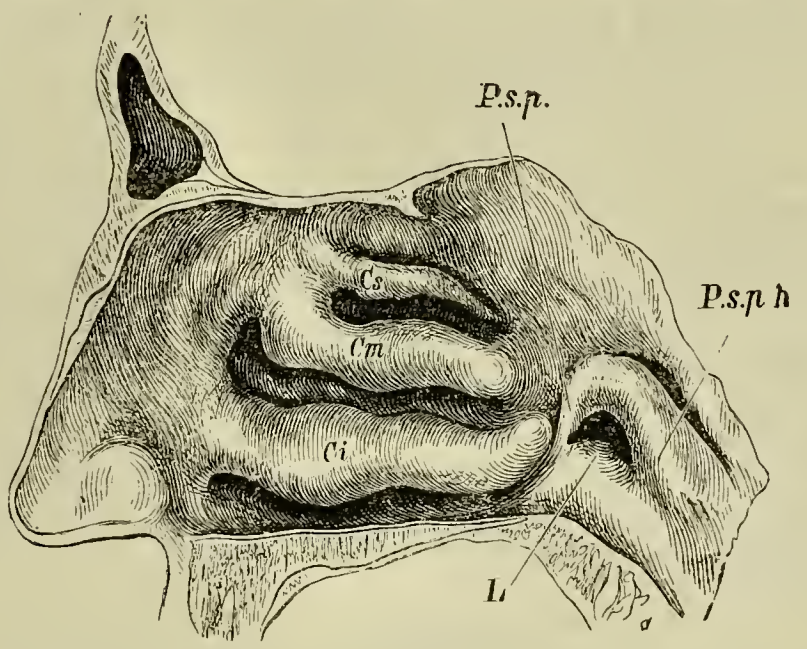
Die Geruchsempfindung wird vermittelt durch die Einwirkung duftender Substanzen, die direkt mit den Riechzellen in Kontakt kommen, indem sie hauptsächlich bei der Inspiration in die Nase treten. Beim Einatmen strömt die Luft hart am Septum entlang, nach aufwärts unter dem Nasenrücken und unter dem Dach der Nasenhöhle einher und fällt dann im Bogen nach hinten und unten herab; nur wenig Luft geht durch die

Fig. 272.



N Riechzelle vom Menschen (die Härchen abgefallen), *n* vom Frosche, *E* Epithel der Regio olfactoria.

Fig. 273.



Nasenhöhle und Nasenrachenraum: *L* Levatorwust, — *P. s. p.* Plica salpingo-palatina, — *P. s. ph.* Plica salpingo-pharyngea, — *Cs, Cm, Ci* die drei Muscheln (nach *Urbantschitsch*).

Nasengänge, zumal durch den obersten (*Paulsen*[8], *Kayser*[9], *Rethi*[10]), am meisten noch durch den mittleren (*Scheff*[11]). Duftende Stoffe, vom Munde aus aufgenommen und dann durch die Choanen exspiriert, können gleichfalls, wenn auch viel weniger gut, gerochen werden (*Aronsohn*[12]).

Der erste Moment der Berührung der riechenden Substanz mit den Riechzellen scheint der für die Empfindung wirksamste zu sein, daher wiederholt man bei genauem Beriechen die inspiratorischen Züge bei geschlossenem Munde mehrmals schnell hintereinander: Schnüffeln (§ 83, 4). Dabei verdünnt sich die Luft in den Nebenhöhlen der Nase und, indem nachher die Luftdichtigkeit sich ausgleicht, vermögen die duftenden Dämpfe über die ganze Region hinwegzustreichen (*Braune* u. *Clasen*[13]). Über die Natur der Einwirkung der riechenden Stoffe herrscht völliges Dunkel.

Klassifikation der Riechstoffe.

Zu einer Klassifikation der Riechstoffe fehlt es bisher an zuverläßlichen Kriterien. Neuerdings hat *Zwaardemaker*[1] eine derartige Einteilung gegeben, in welcher neun Klassen der Riechstoffe unterschieden werden. Die Beobachtung, daß gewisse Kategorien der Geruchsempfindungen aufgehoben sein können bei intaktem Fortbestehen anderer, hat man dahin

gedeutet, daß qualitativ verschiedene Arten von Geruchsnerven oder ihrer Endigungen vorhanden sind (*Aronsohn*[12], *Zwaardemaker*[1], *Rollett*[14]).

Intensität der Empfindung. Die Intensität der Empfindung hängt ab: — 1. Von der Größe der berührten Fläche, weshalb man bei Tieren mit großer Feinheit des Geruchsvermögens (z. B. Seehund) oft erstaunlich faltenreiche, von der Riechhaut überzogene Muscheln findet. — 2. Von der Häufigkeit der Zuleitung der riechenden Stoffe zu den Riechzellen (Schnüffeln). — 3. Von der Konzentration des Luftgemisches; manche Stoffe können in überraschender Verdünnung gerochen werden. Es gibt aber auch Stoffe, welche in größerer Konzentration schwächer riechen als in geringerer. — 4. Zwischen Geruch und Geschmack bestehen vielfache Beziehungen: Chloroform riecht (ätherisch) und schmeckt zugleich (süß) [außerdem erregt es die Schmerz erregenden und Kälteempfindung erzeugenden Nerven]; Äther verhält sich ähnlich (*Rollett*[14]), doch hat derselbe bitteren Geschmack. Die Geschmacksempfindungen werden hierbei jedoch nicht etwa von der Riechschleimhaut aus ausgelöst, sondern von den Endapparaten des Geschmackssinnes vermittelt, die außer auf Zunge und Gaumen auch auf der Rachenwand und der hinteren Wand des Gaumensegels sich finden (*Nagel*[15], *Beyer*[16]).

Feinheit der Nase. Man riecht noch: Brom $^1/_{30000}$, Schwefelwasserstoff $^1/_{50000}$ *mg*, wenn sie in 1 cm^3 Luft enthalten sind, von Chlorphenol $^1/_{4600000}$, von Mercaptan $^1/_{460000000}$ von 1 *mg* (*E. Fischer* u. *Pentzoldt*[17]). Beim Riechen sehr verdünnter riechender Stoffe fehlt zunächst die Erkennung der Qualität der Geruchsempfindung; diese tritt erst bei etwas intensiverem Reize auf (*Toulouse*[18]). *Vaschide*[19]). (Absolute und spezifische Schwelle, vgl. pag. 787.)

Duftende Stoffe in indifferenten Lösungen verteilt (z. B. 0,73%ige, nach *Veress*[20] besser 0,925%ige Kochsalzlösung) und in die Nase eingefüllt, erregen schwachen Geruch. — Durch andauernde Geruchseinwirkungen ermüdet der Olfactorius nach wenigen Minuten: der ermüdete Nerv kann sich jedoch schon nach 1 Minute wieder erholen (*Aronsohn*[12]). Fieber setzt die Geruchsempfindung herab, ebenso Cocain (*Goldzweig*[21]). Durch Spülen der Nase mit Gymnemasäure-Lösung kann man den Geruchsinn aufheben, das Geruchsvermögen für verschiedene Stoffe kommt dann zu verschiedenen Zeiten wieder zurück (*Rollett*[22]).

Einwirkung zweier Düfte. Über Abweichungen der Geruchsempfindungen siehe § 259. — Werden beide Nasenlöcher mit verschiedenen duftenden Substanzen erfüllt, so erfolgt bei manchen keine Mischung der Gerüche, sondern bald herrscht der eine, bald der andere vor, — bei manchen entsteht jedoch ein Mischgeruch (*Aronsohn*[12]). — Viele Gerüche heben einander völlig auf, wenn sie gleichzeitig dem Geruchsorgan zugeleitet werden, z. B. bittere Mandeln und Moschus. Kautschuk und Wachs. Man kann hierbei entweder beide Düfte in die beiden Nasenlöcher aufnehmen, oder sie in ein und dasselbe eintreten lassen (*Zwaardemaker*[1]).

Sonstige Funktionen der Nase. Die äußerst empfindlichen sensiblen Nerven der Nasenhöhle (§ 263. II.) werden von manchen stechenden Dämpfen schmerzhaft erregt, z. B. von Ammoniak und Essigsäure: letztere wirkt sehr verdünnt auch auf die Riechnerven. — Vielfach unterstützt der Geruch die Empfindungen des Geschmackes und umgekehrt. — [Eine gewisse Beziehung der Nase zur Geschlechtstätigkeit wird von älteren und neueren Forschern betont.]

Olfaktometer. Zur Prüfung der Geruchsschärfe konstruierte *Zwaardemaker*[1] das „Olfaktometer", einen Hohlcylinder von duftender Substanz (z. B. von vulkanisiertem Kautschuk, oder poröse Cylinder aus Ton oder Filtrierpapier, die mit der Lösung des Riechstoffes durchtränkt werden), durch den hindurch man die Luft in das Nasenloch einzieht. In diesen kann ein nicht riechendes Rohr hineingeschoben werden, so daß eine beliebige Strecke der Duftfläche verdeckt wird. Die Intensität der Gerüche ist bei Anwendung des Apparates den verwendeten Cylinderlängen proportional. Als Einheit für quantitative Bestimmungen legt *Zwaardemaker*[1] den Reiz zugrunde, der entsteht, wenn im Olfaktometer ein 1 *cm* langes Stück des Kautschukrohres als Duftfläche wirkt; diese Einheit nennt er „Olfactie".

Elektrischer Geruch. Der galvanische Strom erregt — [wenn die eine Elektrode in oder auf der Nase steht, die andere in der Hand (indifferent)] — bei

Kathodenschluß und Dauer sowie auch bei Anodenöffnung eine Geruchsempfindung. Induzierte Ströme sind wirkungslos (*Aronsohn*[12]). — Mechanische und thermische Reize lösen keine Geruchsempfindung aus.

Vergleichendes.

Vergleichendes.[23] — Bei den niedersten Vertebraten stellen Grübchen, zu welchen der Riechnerv tritt, den Typus des Geruchorganes dar. Amphioxus und die Cyclostomen haben nur eine Riechgrube, alle anderen Vertebraten zwei. Bei vielen Selachiern tritt eine Verbindung der Riechgrube mit dem Munde durch eine Rinne auf. Bei den Fröschen dringen die Geruchsorgane durch kurze Gänge in die Mundhöhle. Bei den höheren Wirbeltieren entwickelt sich mit dem Gaumen die mehr und mehr selbständig werdende Nase. Außerordentlich ausgebildet durch das Vorhandensein von 4 Riechnerven ist der Geruchsapparat der Amphibiengruppe der Gymnophionen, bei denen andrerseits Ohren und Augen verkümmert sind. Den Cetaceen fehlt der Olfactorius. — Bei vielen Säugern findet sich im vorderen Teil des Nasenscheidewandknorpels das „*Jacobson*sche Organ"; ein in die Nasenhöhle oder in den Canalis incisivus mündendes, mit dem Riechepithel ähnlichen Zellen ausgekleidetes Hohlgebilde, zu dem ein Ast des N. olfactorius verläuft (beim Menschen unentwickelt). — Cephalopoden haben wimpernde, mit Riechzellen ausgestattete Riechgruben hinter den Augen; der Olfactorius entspringt neben dem Opticus. — Auch bei den Mollusken hat man wimpernde Stellen als Riechorgane angesprochen. — In den Antennen liegen die Geruchswerkzeuge der Arthropoden, in Verbindung mit einem Ganglienkörper und Nerv. Speziell bei den Krebsen liegt das Geruchsorgan in dem äußeren Arme der Antennula. — Wimpernde, seichte oder flaschenförmige Gruben, von Nerven versorgt, deutet man als die Geruchswerkzeuge höherer Würmer. — Alle übrigen Tiere scheinen besonderer Organe für den Geruchssinn zu entbehren.

Historisches.

Historisches. — *Theophrast* (geb. 311 v. Chr.) betont die stumpfe Geruchsausbildung beim Menschen; die Tiere erfreuten sich nur am Geruche ihrer Nahrung. Starke Düfte erregen Kopfschmerzen; viele duftende Salben verursachen riechenden Harn. Zwischen Geruch und Geschmack herrschen vielfache Beziehungen. — *Rufus Ephesius* beschreibt den Durchtritt der Riechnerven durch das Siebbein (97 n. Chr.). — Nach *Galen* hat der Geruchssinn in den Hirnhöhlen seinen Sitz. — Der Mönch *Theophilus Protospatharius* (Ende des 8. Jahrh.) spricht den Olfactorius als Geruchsnerven an. — *Rudius* (1600) sezierte einen Menschen mit angeborener Anosmie, dem die Olfactorii fehlten. *Lorenzo di Medici* und *Savanarola* waren völlig anosmisch. — Meisterhaft beschrieb *Sömmering* das Geruchsorgan, *Cloquet* (1815) die auf dasselbe bezüglichen physiologischen und pathologischen Erscheinungen.

Der Geschmackssinn.[24]

336. Sitz und Bau der Geschmacksorgane.

Schmeckende Regionen.

Über den Umfang derjenigen Gegend, an welcher die Geschmacksempfindung stattfindet, herrschen noch manche widersprechende Ansichten. — 1. Unzweifelhaft ist die Zungenwurzel im Bereich der Papillae circumvallatae, dem Verbreitungsbezirke des Nervus glossopharyngeus, mit Geschmack begabt (§ 267). — 2. Auch die Zungenspitze und die Ränder (*Klaatsch* u. *Stich*[25]) schmecken vermittelst der meisten Papillae fungiformes — (die filiformes und etwa 20% der fungiformes (*Oehrwall*[26]) sind unempfindlich für den Geschmack) — jedoch mit vielfachen, individuellen Schwankungen (*Urbantschitsch*[27]). (Über den Verlauf der Geschmacksfasern von diesen Stellen aus vgl. pag. 621.) — 3. Der Seitenteil des weichen Gaumens, seine hintere Fläche (*Rollett*[14]), der Arcus glosso-palatinus (*Klaatsch* u. *Stich*[25]), die hintere Rachenwand (*Kiesow*[28]) und die Innenfläche des Kehldeckels (*Michelson*[29]) sowie das Innere des Kehlkopfes (*Kiesow* u. *Hahn*[30]) besitzen Geschmack durch den N. glossopharyngeus und vagus, — ob aber auch 4. der harte Gaumen Geschmacksempfindung besitzt, ist unsicher; — der Zungenmitte wird sie von den meisten abgesprochen. — Beim Kinde kommt der Mundschleimhaut in weit größerem Umfange Geschmacksempfindung (und Geschmacksknospen) zu als beim

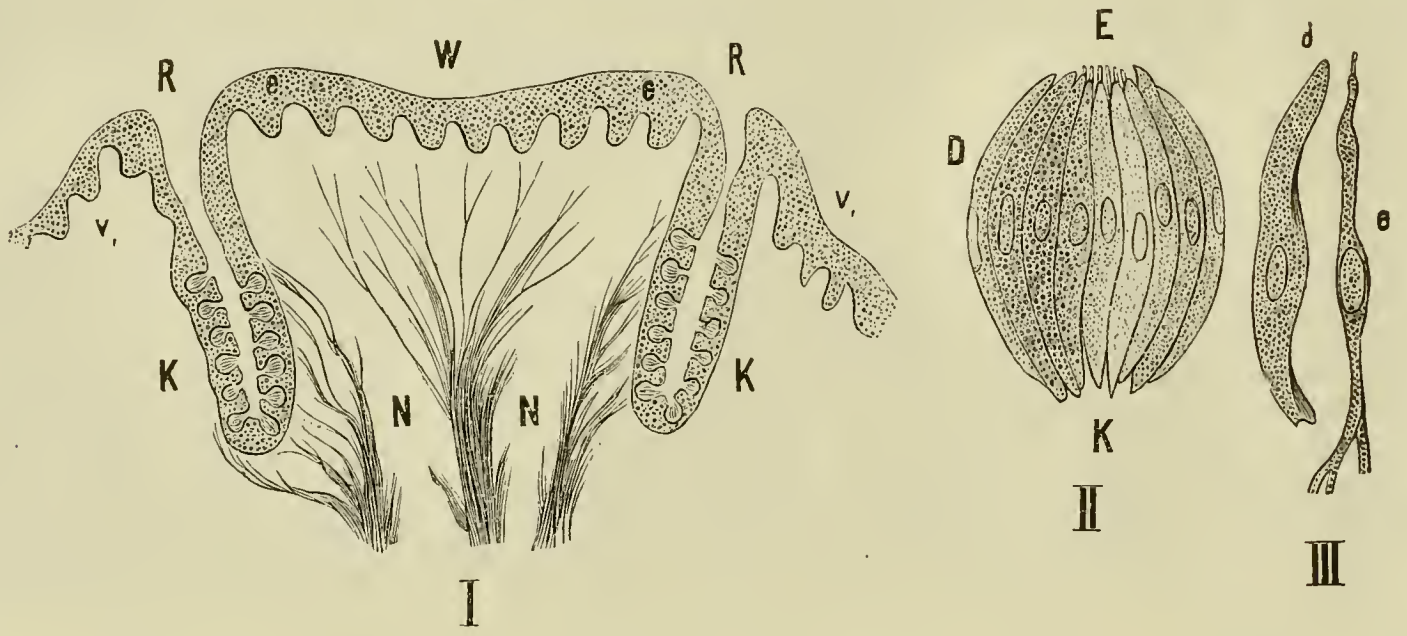
Erwaehsenen (*Urbantschitsch*[27]); die Zungenmitte, die Wangensehleimhaut ist im kindlichen Alter schmeekfähig, beim Erwaehsenen nieht (*Kiesow*[28]); die Uvula nimmt beim Kind und Erwachsenen am Gesehmack nieht teil (*Kiesow*[31]).

Verbreitung der Geschmacks-knospen.

Die Endapparate — der Geschmacksnerven sind die von *Schwalbe*[32] und *Lovén*[33] (1867) entdeckten Geschmacksknospen oder Schmeckbecher. Man fand sie in den Seitenflächen der umwallten Papillen (Fig. 274 I), sich gegen die capilläre Spalte *R R* der umgebenden Furche wendend, seltener auf der Fläche derselben und in der zugewandten Seite des Walles, — ferner auf den Papillae fungiformes, — in den Papillen des weichen Gaumens und an der Uvula (*A. Hoffmann*[34], bestritten von *Schaffer*[35]), aber auch (!) auf der Unterfläche des Kehldeckels, den oberen Teilen der Kehlkopfhinterfläche und der Innenseite der Aryknorpel (*Verson*[36], *Davis*[37]). Im Alter sollen viele Knospen untergehen (*A. Hoffmann*[34]). — Die 81 μ hohen und 33 μ dicken knospen- oder faßförmigen Schmeckbecher sind in dem dicken, geschichteten Plattenepithel der

Bau der Geschmacks-knospen.

Fig. 274.



I Querschnitt durch eine umwallte Papille; *W* die Papille, *v, v,* der Wall im Querschnitt; — *R R* die ringförmige Spalte; — *K K* die Geschmacksknospen; *N N* Nerven. — *II* Isolierte Geschmacksknospe; *D* Deckstücke, *K* unteres Ende, *E* freies, offenes Ende mit hervorstehenden Spitzen der Geschmackszellen. — *III* Isolierte Deckzelle *(d)* und Geschmackszelle *(e)*.

Zunge eingebettet. Man unterscheidet an ihnen gebogene, lanzettförmige, gekernte Deck- oder Stützzellen, die wie die Dauben eines Fasses die Begrenzung der Knospe bilden (Fig. 274 *II D*; isoliert *III d*). Sie umgeben gegen die freie Fläche hin eine Öffnung, den „Porus“, und ein unter letzterem gelegenes Grübchen. Umschlossen von diesen Zellen liegen in der Achse der Knospe 1—10 Geschmackszellen (*II E*), die teils nach oben einen freien, zarten Fortsatz tragen („Stiftzellen“) (*III e*), teils diesen entbehren („Stabzellen“). Die marklos gewordenen, plexusbildenden Geschmacksnerven enden stets frei an den Geschmacksknospen, mögen sie nun mit ihren feinsten Zerfaserungen nur äußerlich die Knospen korbartig umgeben oder auch in das Innere derselben hineindringen. — Nach Durchschneidung des N. glossopharyngeus gehen die Schmeckbecher schon von der 30. Stunde an zugrunde, wobei sich ihre Deckzellen in 12 Tagen in gewöhnliche Epithelzellen umwandeln (*v. Vintschgau* u. *Hönigschmied*[38], *Sandmeyer*[39], *S Meyer*[40]).

337. Geschmacksempfindungen.

Qualitäten der Geschmacks-empfindung.

Es gibt vier verschiedene Geschmaeksqualitäten: die Empfindungen des Süßen, Bitteren, Sauren und Salzigen. Saure und salzige Substanzen wirken zugleieh auch reizend auf die Gefühlsnerven der Zunge, in größter Verdünnung wirken sie aber nur gesehmackserregend auf die

Endigungen der spezifischen Geschmacksnerven. Wahrscheinlich existiert für jede Geschmacksqualität (im Sinne der Lehre von den spezifischen Energien) eine besondere, empfindende Fasergattung (*v. Vintschgau*[41], *Köster*[42]).

Öhrwall[26] und nach ihm *Goldscheider* u. *H. Schmidt*[43] sowie *Kiesow*[44] fanden unter den pilzförmigen Papillen solche, welche auf Zucker, aber nicht auf Weinsäure, solche, welche auf Chinin, aber nicht auf Weinsäure und solche, welche auf Chinin, aber nicht auf Zucker reagieren. Durch elektrische Reizung der einzelnen Papillen konnte unterschiedlich bitterer, salziger oder süßer Geschmack erregt werden. Bei konstantem Strome war die reinste Empfindung an der Anode. — Bei Chordalähmungen können einzelne Geschmacksqualitäten erloschen sein (*Köster*[42]). Bei anhaltenden Geschmacksreizen zeigen sich Ermüdungssymptome für einzelne Geschmäcke. Diese Befunde können durch die Annahme spezifischer Endapparate für die verschiedenen Geschmackskategorien erklärt werden, welche in relativ verschiedener Anzahl auf verschiedenen Papillen vorkommen.

Nach *Hänig*[45] finden sich die süßempfindenden Elemente besonders gehäuft an der Zungenspitze, die sauerempfindenden an der Mitte der Ränder, die bitterempfindenden im Bezirk der Papillae vallatae.

In betreff der Art der Erregung der Geschmacksnerven sind wir seit *Demokrit* (469 v. Chr.), welcher den Geschmack von der Form der schmeckenden Atome herleitete, eigentlich um nichts weiter gekommen. Zur Einwirkung ist notwendig eine Lösung des Körpers in der Mundflüssigkeit, vornehmlich also der bis dahin festen oder auch gasförmigen Substanzen. Die Intensität der Geschmacksempfindung hängt ab: — 1. Von der Größe der affizierten Fläche, wie namentlich *Camerer*[46] feststellte, indem er auf 1, 2, 3, 4 umwallte Papillen die schmeckende Substanz brachte. Durch Einreiben der letzteren in die Furchen und zwischen die Papillen (reibende Zungenbewegung beim Schmecken) wird die Empfindung erleichtert (vgl. § 270). — 2. Von großem Einfluß ist die Konzentration der Schmecksubstanz. *Valentin*[47] fand folgende Reihe von Körpern, von denen die ersteren bei fortgesetzter Verdünnung am ehesten unschmeckbar wurden: Sirup, Zucker, Kochsalz, Aloe, Chinin, Schwefelsäure. Chinin kann 20mal stärker verdünnt werden als Kochsalz, bis es unschmeckbar wird (*Camerer*[48]). — 3. Die Zeit, welche verstreicht zwischen der Applikation der Substanz und dem Eintritt der Empfindung, ist verschieden für die verschiedenen Substanzen. Am schnellsten wird Salz geschmeckt (nach 0,17 Sec.), dann süß, sauer und bitter (Chinin nach 0,258 Sec., *v. Vintschgau*[24] u. *Hönigschmied*[49], vgl. *Kiesow*[50]). Die letztgenannten Stoffe erzeugen den längsten „Nachgeschmack". — 4. Die Feinheit des Geschmackes ist zunächst angeboren — (schon der Neugeborene vermag die Geschmacksqualitäten zu unterscheiden, *Lichtenstein*[51]) — und kann sehr geübt werden. Längeres Schmecken derselben, oder verwandter, oder sehr intensiver Schmeckstoffe stört sehr schnell das richtige Urteil des Geschmackes. — 5. Vielfach unterstützt der Geruch den Geschmack, und es kommt so oft zu Täuschungen auf beiden Gebieten: Moschus, Asa foetida riechen nur, — ohne eine gleichzeitige Geschmacksempfindung zu erregen. Sogar das Auge vermag durch Erregung von Vorstellungen bekannter Geschmäcke den Geschmack zu unterstützen (abwechselndes Probieren von rotem und weißem Wein mit verbundenen Augen macht schnell unsicher). — 6. Die vorteilhafteste Temperatur zum Schmecken liegt zwischen 10—35° C (*Camerer*[48]), heißes und kaltes Wasser heben vorübergehend den Geschmack auf.

Einflüsse auf die Geschmacksempfindung.

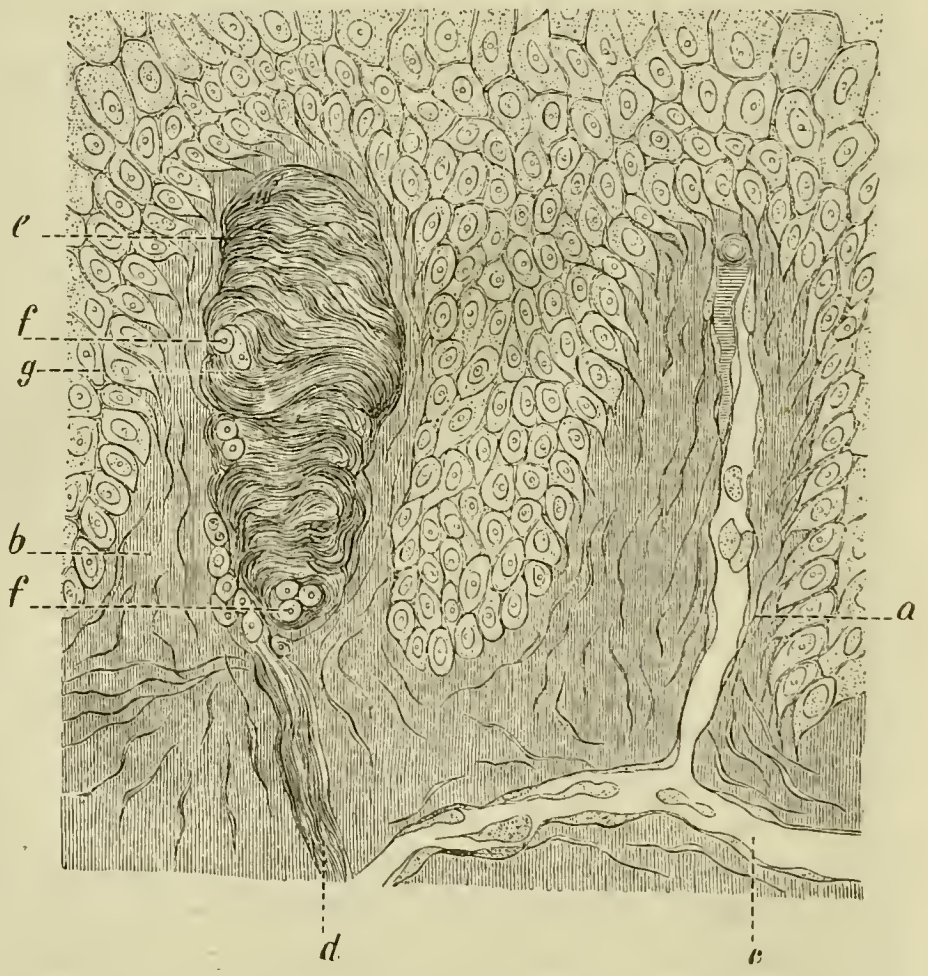
Auf die Zunge gelegtes Eis unterdrückt zeitweise vollständig das Geschmacksvermögen. Cocain und Eucain hebt bei intensiver Einwirkung ebenfalls das Geschmacksvermögen vollständig auf, bei schwächerer Einwirkung wird der bittere Geschmack zuerst und am

stärksten beeinträchtigt. Kaut man die Blätter von Gymnema silvestre (*Edgeworth, Hooper*[52]) oder bepinselt man die Zunge mit einer 2%igen Lösung von Natrium gymnemicum (*Shore*[53]), so wird der süße und bittere Geschmack stundenlang völlig aufgehoben, der saure und salzige Geschmack bleibt unverändert. — 2%ige Schwefelsäure läßt später genommenes Wasser süß erscheinen (*Aducco* u. *Mosso*[54]). Nach Ausspülung des Mundes mit Kaliumchlorat schmeckt reines Wasser süß (*Nagel*[55]). — Zucker, in nicht schmeckbarer Salz- oder Chininlösung aufgelöst, schmeckt süßer als in Wasser gelöst (*Zuntz*[56]). Auch bei der Geschmacksempfindung wird die Trennung der absoluten von der spezifischen Schwelle beobachtet (vgl. pag. 787, 848).

Wirkung des elektrischen Stromes.

Elektrischer Geschmack. — Der konstante Strom — erregt sowohl bei Schluß und Öffnung als auch während der Dauer des Stromes am + Pole saure, am — Pole laugenartige, alkalische, oder richtiger herb-brennende Empfindung (*Sulzer* 1752). Es kann dies nicht von der Einwirkung der Elektrolyse der Mundflüssigkeit herrühren, denn wenn auch die Zunge mit saurer Flüssigkeit benetzt war, herrscht doch am — Pole der Laugengeschmack (*Volta*). Daher gewinnt jene Ansicht am meisten Wahrscheinlichkeit, daß sich in der Tiefe, im Innern der Geschmacksknospen, Elektrolyte abscheiden, welche das Endorgan während des Durchströmens erregen. Für die elektrolytische Wirkung spricht, daß bei Anwendung von Strömen verschiedener Spannung die Empfindung des Geschmacks sich ändert, er also abhängig ist von den durch den Strom ausgeschiedenen Ionen (*v. Zeynek*[57]). Direkt reizt der konstante Strom als solcher die Endorgane der Geschmacksnerven nur im Momente der Schließung und der Öffnung; die hierdurch hervorgerufene Empfindung addiert sich zu vorstehender Erregung hinzu (*Fr. Hofmann* und *Bunzel*[58]). Steht eine Elektrode auf der Zunge, die andere in der Hand (indifferent), so zeigen sich folgende Erscheinungen: Schließung der Kathode und Dauer des Geschlossenseins bewirkt auf der Zungenwurzel keinen Geschmack, desgleichen Öffnung der Anode. Dagegen entsteht, wenn auf der Zunge die Anode steht, sowohl beim Schluß als auch während des Geschlossenseins saurer Geschmack, ebenso bei Kathodenöffnung. — Für die Spitze der Zunge und ihren mittleren Teil gilt: salziger, resp. bitterer Geschmack entsteht, wenn die Kathode auf der Zunge steht, beim Schließen und dauerndem Strome, ebenso wenn die Anode auf der Zunge steht, bei Öffnung des Stromes. Kein Geschmack tritt ein bei Anodenschließung und Dauer oder bei Kathodenöffnung. Die Versuche von *v. Vintschgau*[59], der an seiner Zungenspitze nur unvollkommenen Geschmack besaß, zeigten diesem, daß nie bei elektrischer Durchströmung der Spitze eine Geschmacksempfindung eintrat (wohl deutliche Gefühlswahrnehmung). Bei Versuchen an *Hönigschmied*[59], der normalen Geschmack der Zungenspitze hatte, zeigte sich an der Spitze am + Pole häufig metallischer Geschmack, nicht selten auch säuerlicher, am — Pole fehlte oft der Geschmack; war er vorhanden, so war er fast stets alkalisch, ausnahmsweise säuerlich. Wichtig ist die Erscheinung, daß nach Unterbrechung des Stromes sich ein metallischer Nachgeschmack bei beiden Stromrichtungen zu erkennen gab.

Fig. 275.



a Gefäß-, *b* Tastpapille. *c* Blutgefäß, *d* Nervenfaser, welche zum Tastkörperchen zieht, *e* Tastkörperchen, *f* quergeschnittene Nervenfasern, *g* Zellen der *Malpighi*schen Schleimschicht (nach *Biesiadecki*).

Pathologisches.

Pathologisches. — Krankheiten der Zunge, Zungenbelag, Trockenheit stören oder vernichten die Geschmacksempfindung. Subjektive Geschmäcke kommen vor bei Geisteskranken und Nervenleidenden wohl als Reizung des psychogeusischen Centrums

(§ 291. II. 3); nach Santoninintoxikation sah man bitteren, nach subcutanen Morphingaben bitterlichen und säuerlichen Geschmack eintreten. Gymnemasäure vermag subjektive Gesehmäcke und Paragensie zu beseitigen. — Mit Hypergeusie, Hypogeusie und Ageusie bezeichnet man Steigerung, Schwächung und Verlust der Geschmacksempfindungen. Maneherlei Tastempfindungen an der Zunge werden oft mit Geschmaeksempfindungen verwechselt, z. B. sogenannte beißende, kühlende, prickelnde, sandige, mehlige, pappige, zusammenziehende, herbe Geschmäcke.

Vergleichendes.

Vergleichendes.[23] — Beim Rinde kommen bis 1760 Geschmacksknospen auf eine Papilla circumvallata. Als Papilla foliata wird ein großes, faltenreiches Schmeckorgan an dem seitlichen, hinteren Zungenteil, z. B. des Kaninehens, beschrieben, das beim Menschen am hinteren Seitenrande der Zunge in den Fimbriae linguae ein aus parallelen Furchen bestehendes Analogon hat. Reptilien und Vögel entbehren der Schmeckbecher; die Mundkiemenhöhle der Froschlarven ist reich an ihnen, doch ist die Zunge des erwachsenen Frosches nur mit einem an Geschmaekszellen erinnernden Epithel bekleidet. Die becherförmigen Organe in der Oberhaut der Fische und Froschlarven sind den Schmeckbechern gleich gebaut und funktionieren vielleicht ihnen ähnlich. Am Gaumen des Karpfen und im Munde der Haie und Rochen liegen Geschmacksknospen. Bei wasserbewohnenden Amphibien und Fischen wird wahrseheinlich das Endorgan des Olfactorius erregt wie die Geschmacksknospen, d. h. die Erregung erfolgt durch in Wasser gelöste Stoffe (*W. Nagel*[23]).

Die Zunge der Cyclostomen dient als Saugapparat, die der übrigen Fische entbehrt der Muskeln. Salamandrinen und die meisten Anuren können die Zunge aus dem Munde hinausklappen und wieder zurüeklegen. Bei vielen niederen Vertebraten dient der Zunge als Stütze das Os entoglossum, an dessen Stelle bei den höheren die Cartilago sive Septum linguae tritt. — Die Nervenendigungen am Rüssel (Fliegen), Kiefer und Zunge (Ameisen), Gaumen und Epipharynx sind der Sitz des Geschmacksorganes bei den Insekten. Auch bei den Schnecken fand man Geschmacksorgane.

Historisches.

Historisches. — *Bellini* erklärt die Papillen der Zungenwurzel für die Geschmacksorgane (1665). *Sulzer* berichtete 1760 über den elektrischen Geschmaek. — *Baur* besehrieb zuerst genauer den Verlauf und die Teilung der Muskeln in der Zunge; *Rudolphi* erklärte den Verlauf der Nerven. *Elsässer* gab an (1834), daß der Gesehmack aller Substanzen auf den Papillae vallatae und am hinteren Seitenrande der Zunge am intensivsten sei. *Richerand, Foderà, Mayo* bezeichneten allein den Lingualis als den Geschmacksnerven; *Magendie* zeigte aber, daß nach seiner Durchschneidung der hintere Zungenteil den Geschmack behält. *Panizza* (1834) bezeichnete den Glossopharyngeus als den Geschmacks-, den Lingualis als den Gefühls- und den Hypoglossus als den Bewegungsnerven.

Der Gefühlssinn.

338. Endigungen der sensiblen Nerven.

Die Tastkörperchen.

1. Die Tastkörperchen — (*Meissner*[60] 1852) (Fig. 275, *e*) ellipsoidisch, 40—200 μ lang und 60—70 μ breit, liegen innerhalb der Papillen der Lederhaut (§ 183), und zwar reichlieh in der Hohlhand und auf der Fußsohle, desgleichen an den Fingern und Zehen (21 auf 1 mm^2 Haut, oder zu 108 auf 400 Gefäßpapillen); weniger zahlreich sind sie am Hand- und Fußrücken, an der Mammilla, den Lippen und der Zungenspitze, selten an der Glans clitoridis, vereinzelt an der Volarseite des Vorderarmes (auch bei anthropoiden Affen und dem Waschbär).

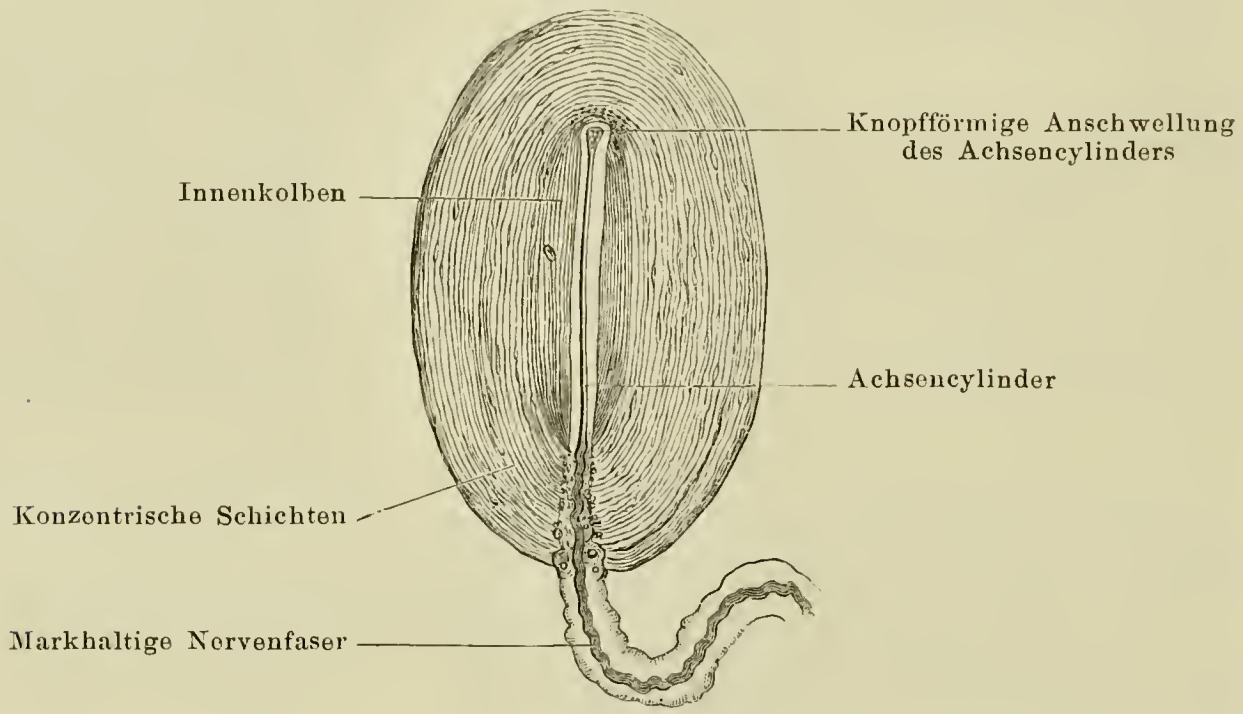
Die Tastkörperehen besitzen in ihrem Innern einen aus gekernten epithelialen Zellen zusammengefügten ellipsoiden „Binnenkolben"; die hinzutretende Nervenfaser verliert an der Basis des Kolbens die *Henle*sche und *Schwann*sche Scheide, die ihrerseits den Kolben weiterhin überkleiden und einhüllen. Die Nervenfaser beschreibt, erst markhaltig, dann marklos geworden, spiralige Touren um den Binnenkolben, worauf sie in Fibrillen zerlegt in den Kolben eindringt. Hier endigen die isolierten Nervenfibrillen mit knötchenförmigen Anschwellungen zwischen den Kolbenzellen.

Vater-Pacinische Körperchen.

2. Die Vaterschen (1741) **oder Pacinischen** (1840) **Körperchen** — (Fig. 276), 1—2 *mm* lang, liegen im subcutanen Gewebe namentlich an der Beugeseite der Finger- und Zehennerven (600—1400), in der Mammillargegend (*Hartenstein*[61]), in der Umgebung von Gelenken und Muskeln, an den Membranae interosseae, am Perimysium, an den Sehnen, an den Unterleibsgeflechten des Sympathicus, neben der Aorta abdominalis und neben der Steißdrüse, im Pankreas, am Herzbeutel, neben dem Facialisknie, am Rücken des Penis und der Clitoris (sowie im Mesocolon der Katze). Zahlreiche, durch Flüssigkeit getrennt

gehaltene Bindegewebskapseln umgeben zwiebelschalenartig den inneren, homogenen, an der Wand mit flachen Epithelien besetzten, mit Neuroplasma gefüllten Binnenkolben. Die Lamellen des Körperchens sind aus einer Vermehrung der *Henle*schen Schicht der Nervenfaser hervorgegangen und aus kernhaltigen platten Zellen zusammengefügt. Die markhaltige Nervenfaser, welche durch den Stiel eintritt, verliert ihr Mark und *Schwann*sche Scheide

Fig. 276.



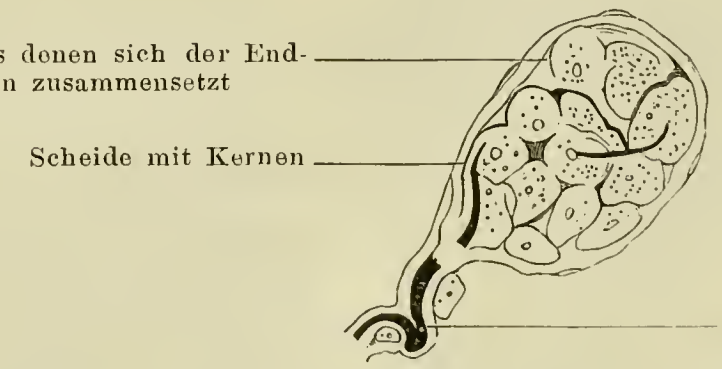
*Vater-Pacini*sches Körperchen.

und endigt als Achsencylinder entweder mit einem oder mit gabelig geteilten Enden unter leichter terminaler Anschwellung, dem „Endknöpfchen", innerhalb dessen jede Nervenfibrille mit zartestem „Terminalnodulus" aufhört.

Krausesche Endkolben.

3. Die Krauseschen (1860) länglichen Endkolben — (Fig. 278) (wahrscheinlich bei allen Säugetieren in der Cutis und den Schleimhäuten als regelmäßige Art der

Fig. 277.



Rundlicher Endkolben der menschlichen Conjunctiva (nach *Longworth*).

Fig. 278.

Länglicher Endkolben.
a die kernhaltige Hülle.

Nervenendigung, 0,075 bis 0,14 *mm* lang), finden sich in der Conjunctiva bulbi, am Boden der Mundhöhle, am Lippenrande, in der Nasenschleimhaut, am Kehldeckel, an den Papillae fungiformes und circumvallatae, an der Glans penis et clitoridis, im Tendilemma, im Sehnengewebe, ferner an der Fußsohle des Menschen, an den Volarflächen der Zehen (Meerschwein), am Ohr und Rumpf (Maus), in der Flughaut der Fledermäuse. Die Adventitia der doppeltkonturierten Faser geht in die bindegewebige Hülle des Kolbens über, die *Schwann*sche Scheide verdickt und entfaltet sich zu dem aus Längskolbenzellen bestehenden Innenkolben. — Die rundlichen Endkolben beim Menschen (Nasenschleimhaut, Conjunctiva, Mundhöhle, Epiglottis, Schleimhautfalten des Rectums) bestehen im Innern einer kugeligen, bindegewebigen Hülse aus zahlreichen, dichtgelagerten Zellen, zwischen denen die Terminal-

Wollust- und Gelenkkörperchen.

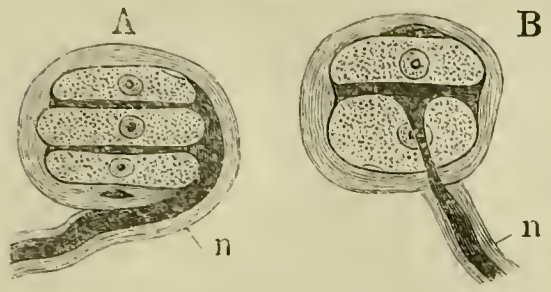
fäden des Nerven endigen (Fig. 277). — Diesen Gebilden stehen offenbar nahe die Wollust- und Gelenkkörperchen: erstere in der Haut der Glans penis et clitoridis scheinen in ver-

schieden hohem Grade untereinander verschmolzene Endkolben zu sein. — Die Gelenkkörperchen findet man in der Synovialis der Fingergelenke; sie sind größer als die Endkolben, zeigen zahlreiche ovale Kerne außen; in das Innere treten bis vier Nervenfasern ein.

Grandry-Merkelsche Körperchen.

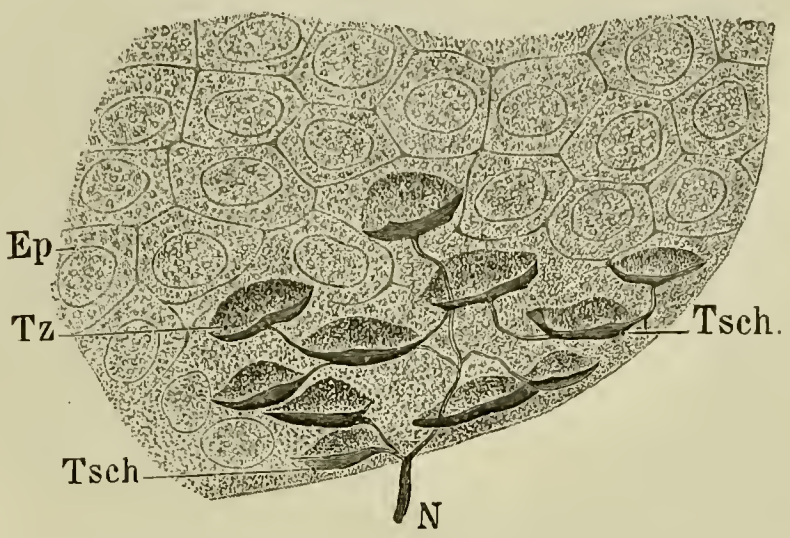
4. Die Grandry-Merkelschen Körperchen — (Fig. 279) in dem sogenannten Wachshaut-Schnabelüberzug und in der Zunge der Enten und Gänse. Große, mit rundem

Fig. 279.



*Grandry-Merkel*sche Körperchen.
A aus 3, *B* aus 2 Zellen bestehend, *n* Nerv (Entenzunge).

Fig. 280.



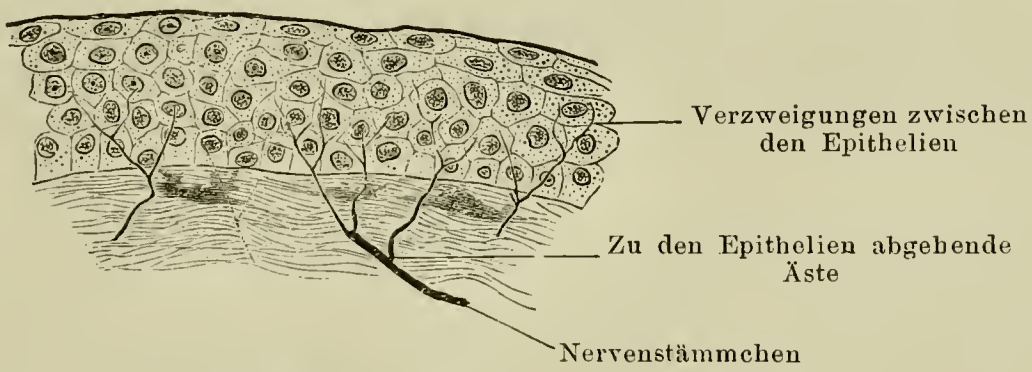
Tastscheiben mit Nerven aus der Epidermis (Rüsselscheibe vom Schwein). *Ep* Epidermiszellen, *Tz* Tastzellen, *Tsch* Tastscheiben, *N* Nerv.

Kern- und Kernkörperchen ausgestattete Zellen, von bindegewebiger Hülle umgeben, zwischen welchen eine hüllen- und marklos gewordene Nervenfaser sich mit einer protoplasmatischen Scheibe [„Tastscheibe“] anlagert. Man findet oft zwei oder mehrere Zellen, wie Käse aufeinander geschichtet und jedesmal zwischen ihnen die Nervenendscheibe. Sind sehr viele solcher Zellen über- und nebeneinander gelagert, so entstehen größere Gebilde, die einen gewissen Übergang zu den Tastkörperchen zu machen scheinen.

Sonstige sensible Endorgane bei Tieren.

Bei Tieren kommen noch mancherlei andere Arten von Terminalkörperchen der sensiblen Nerven vor: die *Herbst*schen Körperchen bei Vögeln, kleinen *Vater*schen ähnlich,

Fig. 281.



Nerveneudigungeu im Hornhautepithel.

mit peripherer Längs- und innerer Querstriehelung, aber ohne ausgesprochene Hüllenumlagerung, — die Tastkegel im Rüssel des Maulwurfes und verwandter Tiere, — die Endkapseln am Penis des Igels und auf der Zunge des Elefanten, — die Tastkolben am Schnabel und an der Zunge einiger Vögel, — die Nervenringe in den Auriculae der Maus. — Terminale, mit Hautborsten in Verbindung stehende Ganglienkugeln bilden bei den Rotatorien, Crnstaeeen und Insekten das Tastorgan.

Cohnheim-Langerhanssche Nervenendigung.

5. Über die Endigungen der Nerven mittelst feinster Fibrillen mit Endknöpfchen (Noduli terminales) zwischen den Hornhautepithelzellen ist § 298 berichtet (Fig. 281). Ähnlich finden sie sich auch zwisehen den Zellen der Epidermis und den Epithelien der Genitalorgane.

Tastscheiben.

6. An empfindlichen Stellen sind die peripheren Enden der Nervenfäden innerhalb der Epidermis deutlieh schüsselförmig geformte „Tastscheiben“ (Tast-Menisci), auf welchen die unteren Zellen des *Malpighi*sehen Stratums sich von oben her auflagern. Sie finden sich beim Menschen und bei Tieren, z. B. in der Rüsselscheibe des Schweines (Fig. 280).

Nervenendapparat der Haare.

7. An den Haaren, die entschieden mit dem Tastapparat in Beziehung stehen, findet sich unterhalb der Einmündung der Talgdrüsen ein aus longitudinal und circulär verlaufenden, geflechtbildenden Fibrillen bestehender Nervenendapparat in der äußeren Wurzelschcide (*Bonnet*[62]). — An den Tasthaaren der Säugetiere liegen Tastscheiben den Zellen der äußeren Wurzelscheide an.

339. Übersicht über die verschiedenen Arten der Gefühlsempfindung.[63]

Hautsinnesempfindungen.

Unter dem Ausdrucke „Gefühl“ werden in der Sprache des gewöhnlichen Lebens eine Reihe durchaus verschiedenartiger Sinnesempfindungen zusammengefaßt. Unter ihnen nehmen zunächst diejenigen eine besondere Stellung ein, welche uns durch die Haut vermittelt werden, die Hautsinnesempfindungen. Wenn wir mit der Haut irgend etwas „fühlen“, so handelt es sich dabei — wie eine aufmerksame Selbstbeobachtung ergibt — in der Mehrzahl der Fälle um zusammengesetzte Empfindungen, die wir in unserem Bewußtsein in einfache Empfindungen, solche, die eine weitere Zerlegung nicht mehr zulassen, zerlegen können. Derartige einfache Hautsinnesempfindungen können wir nun mindestens vier unterscheiden: die Empfindung des Druckes, der Wärme, der Kälte und des Schmerzes. Wenn die Empfindungen auch unter gewöhnlichen Verhältnissen uns meistens in verschiedenen Kombinationen gleichzeitig zum Bewußtsein kommen, so können wir doch aus solchen zusammengesetzten Empfindungen die einzelnen einfachen Empfindungen, welche darin enthalten sind, herausfühlen; unter besonderen Bedingungen können wir aber auch jede dieser einfachen Empfindungen für sich, losgelöst von den anderen, zum Bewußtsein bringen.

Kitzel- und Juckempfindungen.

Von manchen Hautsinnesempfindungen steht es nicht fest, ob sie als einfache Empfindungen eigener Art aufzufassen sind, oder ob sie sich aus mehreren der erwähnten einfachen Empfindungen, die vielleicht jede wieder in besonderer Qualität und Intensität darin vorhanden sind, zusammensetzen. Dazu gehören z. B. die Kitzel- und Juckempfindungen.

Sinnespunkte der Haut.

Das Gesetz der spezifischen Energie (§ 297) verlangt, daß für jede der einfachen Hautsinnesempfindungen besondere Nerven mit besonderen Nervenendapparaten vorhanden sind. Daß es sich in der Tat so verhält, ist zuerst für die Empfindung des Druckes, der Wärme und der Kälte von *Blix*[64] (1883) und *Goldscheider*[65] (1885) nachgewiesen worden durch die Auffindung der sogenannten Sinnespunkte der Haut. In der Haut sind für die verschiedenen einfachen Empfindungen verschiedene kleinste, punktförmige Stellen vorhanden, die jede nur eine bestimmte Empfindung zu vermitteln imstande sind: die Druckpunkte nur Druckempfindung, die Wärmepunkte nur Wärme-, die Kältepunkte nur Kälteempfindung. Wie es das Gesetz der spezifischen Energie erfordert, geben diese verschiedenen Sinnespunkte jeder die ihm zukommende bestimmte Empfindung nicht nur dann, wenn sie von dem adäquaten Reize getroffen werden, sondern auch bei Reizung mit heterologen Reizen: so bewirkt z. B. elektrische Reizung an einem Druckpunkte nur Druck-, an einem Wärmepunkte nur Wärme-, an einem Kältepunkte nur Kälteempfindung. — Durch *v. Frey*[66] wurde schließlich der Nachweis geführt, daß auch die Schmerzempfindung durch bestimmte Sinnespunkte der Haut, die Schmerzpunkte, vermittelt wird. — Niemals fallen verschiedene Sinnespunkte etwa miteinander zusammen; sie nehmen stets getrennte Orte in der Haut ein.

Nach einer anderen Auffassung (*Goldscheider*[65]) soll die Schmerzempfindung nicht eine einfache Empfindung eigener Art sein, sondern durch eine sehr intensive Erregung derjenigen Nerven bedingt werden, die bei mäßiger Erregung die anderen einfachen Empfindungen hervorrufen; so soll bei Steigerung der Intensität die einfache Druckempfindung schließlich in Druckschmerzempfindung übergehen.

Von anderen Beobachtungen, welche ebenfalls dafür sprechen, daß für die verschiedenen einfachen Empfindungen verschiedene Nerven und Nervenendapparate vorhanden sein müssen, seien hier noch die folgenden aufgeführt: — 1. die Empfindlichkeit der Haut für die einzelnen einfachen Empfindungen ist an gewissen Stellen ganz verschieden; so sind z. B. die Fingerspitzen für Druckreize am empfindlichsten, dagegen für Temperaturreize viel weniger empfindlich als Gesichtshaut und Rumpf. — Die Conjunctiva und Cornea, die Glans penis, die Mammilla haben gute Kälteempfindlichkeit, geringe oder gar keine Wärmeempfindlichkeit. — Die Wangenschleimhaut, die hinteren Teile des Mundraums, die hintere Hälfte der Zunge haben nur geringe Schmerzempfindlichkeit. Auf einigen Stellen der Wangenschleimhaut fehlt die Schmerzempfindung überhaupt (*Kiesow*[67]). — 2. Die Leitungsbahnen für die Druck-(Tast-)empfindung und die Temperatur- und Schmerzempfindung verlaufen im Rückenmarke zum Teil getrennt (vgl. pag. 666); bei Erkrankungen des Rückenmarks können daher die verschiedenen Empfindungen in verschiedener Weise betroffen sein (vgl. pag. 667). — 3. Unter pathologischen Verhältnissen und unter der Einwirkung von Narkoticis kann die eine Art der Empfindungen aufgehoben sein bei Erhaltung der anderen. Bei der Regeneration durchschnittener gemischter Nerven kehren die verschiedenen Empfindungen zu verschiedener Zeit zurück (vgl. pag. 567).

Schmerzempfindlichkeit tieferer Teile.

Außer von der Haut können weiterhin Gefühlsempfindungen auch von den tieferen Teilen ausgelöst werden. So sind z. B. manche tiefer gelegene Teile ebenso wie die Haut der Schmerzempfindung fähig (pag. 865). Eine besondere Klasse von Gefühlsempfindungen wird ferner von den Gelenken, Sehnen, Muskeln aus vermittelt; sie werden als Muskelgefühl (§ 344) zusammengefaßt. Endlich ist noch eine Gruppe eigenartiger Gefühlsempfindungen zu erwähnen, die dadurch charakterisiert sind, daß sie sich nicht auf äußere Objekte beziehen lassen, die sog. Gemeingefühle (§ 344).

Muskelgefühl.

Gemeingefühle.

340. Der Drucksinn.

Der Drucksinn vermittelt uns diejenigen Empfindungen, die unter gewöhnlichen Verhältnissen durch Druck auf die Haut, also durch mechanische Reizung derselben hervorgerufen werden. Von den Druckempfindungen nicht prinzipiell zu unterscheiden sind die Tast- oder Berührungsempfindungen; es handelt sich bei denselben nur um schwache Druckempfindungen.

Druckempfindungen können ausgelöst werden von der äußeren Haut, der Mundhöhle, den Zähnen (pag. 227), der Zunge, dem Naseneingang. Geringen oder gar keinen Drucksinn dagegen haben die Conjunctiva, Cornea, Glans penis, die vorderen Gaumenbögen, der größte Teil der Schleimhaut der Nase, die Magen- und Darmschleimhaut.

Druckpunkte.

Dem Drucksinne dienen spezifische Nervenendapparate in punktförmiger Lage: die Druckpunkte (*Blix*[64]). Die Druckpunkte sind zahlreicher als die Wärme- und Kältepunkte; sie sind gleichmäßiger über die Fläche verteilt als diese. An den behaarten Hautstellen entspricht jedem Haar ein Druckpunkt, derselbe liegt jedesmal in der Projektion des schiefstehenden Haarbalges auf die Hautoberfläche (*v. Frey*[66]). Ob auch zwischen den Haaren Druckpunkte vorkommen, denen also kein Haar entsprechen würde, ist nicht sicher festgestellt. Die Haare wirken bei der

Übertragung sehr schwacher Reize wie zweiarmige Hebel, deren Drehpunkt in der Hautfläche liegt. An den unbehaarten Hautstellen (ca. 5% der Körperoberfläche) ist die Verteilung der Druckpunkte nicht ganz so regelmäßig und häufig dichter. Nach *v. Frey* u. *Kiesow*[68] finden sich Druckpunkte pro Quadratcentimeter am Unterschenkel 9—10, Obersehenkel 10—22, Oberarm 7—16, Unterarm 10—26, Handgelenk 12—44, Daumenballen 111—135, Kopfhaut 115—300.

v. Frey[66] vermutet, daß als Nervenendorgane den Druckpunkten an den behaarten Hautstellen das Nervengeflecht an der Wurzelscheide der Haare, an den unbehaarten Stellen die *Meissner*schen Körperchen entsprechen.

Zur Untersuchung der Druckpunkte dienen die von *v. Frey*[66] angegebenen Reizhaare. Haare von verschiedener Stärke werden an Holzstäbchen senkrecht zur Achse des Stäbchens festgeklebt, so daß das Haar nach einer Seite ca. 20 bis 30 *mm* vorsteht. Man setzt bei der Untersuchung das Haar möglichst senkrecht zur Hautfläche auf und drückt, bis es sich schwach biegt: der so ausgeübte Druck stellt für jedes Haar einen bestimmten Wert dar, welcher auf der Wage ein für allemal bestimmt werden kann.

Fig. 282.

Druckpunkte *a* von der Mitte der Fußsohle, — *b* von der Haut des Jochbogens, — *c* vom Rücken (nach *Goldscheider*).

Einflüsse auf die Druckempfindungen.

Die Wirkung eines auf die Haut ausgeübten Druckes hängt ab — 1. von der Größe des Druckes (= der auf der Flächeneinheit wirkenden Belastung). Man mißt denselben, indem man angibt, welches Gewicht auf den mm^2 der Fläche wirkt, oder in Atmosphären (1 Atm. = $10 g/mm^2$). — 2. von der Größe der Fläche. Ein und derselbe Druckwert ist bei kleiner Fläche wirksamer als bei großer. Bestimmt man daher den Druckwert, der notwendig ist, um eine eben merkliche Erregung hervorzurufen (Schwellenwert des Druckes), so erhält man je nach der Fläche einen anderen Wert, im allgemeinen bei kleinerer Fläche einen kleineren Wert. Der kleinste Druckwert findet sich (an haarfreien Hautstellen untersucht) bei einer Fläche von etwa 0,5 mm^2, nämlich 0,036 Atm. Wächst die Fläche, so nimmt der Schwellendruck langsam zu, für Flächen von ungefähr 2000 mm^2 liegt er über 1 Atm. Verkleinert man die Fläche noch unter 0,5 mm^2, so nimmt der Schwellendruck aber nicht etwa weiter ab, sondern steigt wieder, und zwar sehr sehnell; er beträgt für eine Fläehe von 0,05 mm^2 0,25 Atm., — für 0,01 mm^2 0,56 Atm., — für 0,005 mm^2 0,8 Atm., für 0,001 mm^2 1,78 Atm. (*v. Frey* u. *Kiesow*[68]). Aus diesen Tatsachen haben *v. Frey* u. *Kiesow*[68] den Schluß gezogen, daß es überhaupt nicht der Druck ist, der die Nervenendorgane des Drucksinnes erregt, sondern vielmehr das Druckgefälle, d. h. die Änderung des Druckes nach der Tiefe und nach den Seiten zu. Wächst die drückende Fläche bei gleichbleibendem Drucke, so nimmt nämlich das Druckgefälle unter derselben ab, bei Verkleinerung der Fläche nimmt es zu, — es ändert sich also in derselben Weise wie die Wirkung des Druckes auf die Nerven. Daß bei einer Verkleinerung der Fläche unter einen bestimmten Wert (0,5 mm^2, s. oben) die Wirksamkeit des Druckes nicht weiter zu-, sondern wieder abnimmt, erklärt sich durch die Annahme, daß die Endapparate des Drucksinns nicht an der Oberfläche der Haut, sondern etwas tiefer liegen: das Druckgefälle wird zwar bei Verkleinerung der drückenden Fläche immer steiler, aber es verläuft nun oberflächlicher als die Endorgane. — Da es somit für die Erregung der Endapparate nur auf die Größe, aber nicht auf die Richtung des Druckgefälles ankommt, so erklärt es sich, daß die für Druck empfindlichen Punkte aueh empfindlich für

Schwellenwert des Druckes.

Druckgefälle.

Zug (= negativen Druck) sind. Man prüft die Empfindlichkeit für Zug durch kleine aufgeklebte Pflasterstücke, welche man an einem Faden emporzieht. Die eben merkliche Empfindung tritt bei derselben Reizstärke bei Zug wie Druck auf die Haut ein und hat bei beiden Reizungsweisen denselben Charakter. *Empfindlichkeit für Zug.*

In naher Beziehung zu der Abhängigkeit der Wirkung des Druckes von der Größe der Fläche steht der sog. *Meissner*sche[69] Versuch. Ein Druck, welcher bewirkt wird durch völlig gleichmäßige Kompression eines Körperteiles, z. B. durch Eintauchen eines Armes in Quecksilber, wird nicht als solcher empfunden; nur an der Flüssigkeitsgrenze spürt ihn ein in Quecksilber eingetauchter Finger an seiner Volarfläche. Wahrscheinlich ist unter diesen Bedingungen das Druckgefälle am Orte der Endorgane nur klein. *Meissnerscher Versuch.*

Die Wirkung eines auf die Haut ausgeübten Druckes hängt weiterhin ab — 3. von der Geschwindigkeit, mit welcher die Deformation der Haut hervorgebracht wird, und — 4. von dem Orte der Einwirkung, wegen der verschiedenen Dichtigkeit der Endapparate an verschiedenen Hautstellen (s. pag. 858) und ihrer wechselnden Empfindlichkeit.

Die Unterschiedsschwelle für Druckreize. *Unterschiedsschwelle.*

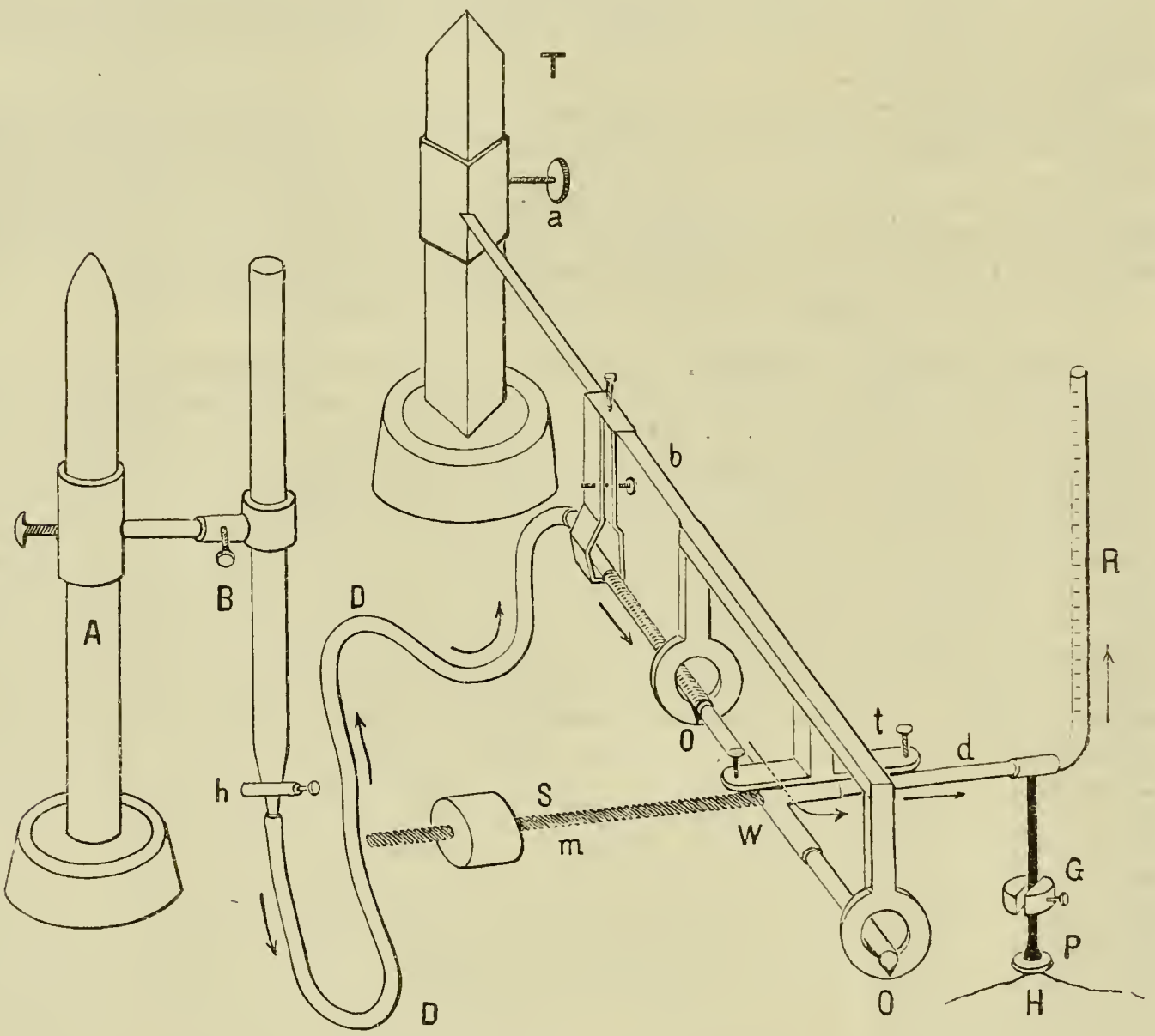
Methode der Untersuchung. — 1. Man legt auf die zu untersuchenden Hautstellen nacheinander Gewichte von verschiedener Schwere und läßt urteilen über Wahrnehmung von Druckdifferenzen (*E. H. Weber*[70]). Man hat hierbei, um Temperaturunterschiede, Verschiebung und ungleiches Aufsetzen möglichst zu vermeiden, zuvor die Hautstelle mit einer Platte zu bedecken, die für die Versuchsdauer liegen bleibt, auch muß der Einfluß des Muskelgefühles eliminiert sein (siehe § 344), indem man das Körperglied, an dem man untersucht, unterstützt. — 2. Von einem Wagebalken geht ein die Haut berührender Fortsatz aus, durch Belastung oder Entlastung der Wage wird die Gewichtsdifferenz hergestellt, über welche die Versuchsperson zu entscheiden hat (*Dohrn*[71]). — 3. Zur Vermeidung des lästigen Gewichtswechsels konstruierte *A. Eulenburg*[72] sein Barästhesiometer, ein nach dem Prinzip der Spiralfederwage konstruiertes Werkzeug; dasselbe trägt eine abwärts gerichtete Pelotte, welche durch Federkraft niedergedrückt wird. Ein Zeiger gibt sofort den Grad des Druckes in Grammen an, den man durch festeres oder lockeres Niederdrücken variieren kann. — 4. *Landois* konstruierte für derartige Untersuchungen seine Quecksilberdruckwage (Fig. 283). Ein Wagebalken *(W)*, auf Schneiden *(O O)* ruhend, wird von dem horizontalen Arme *(b)* eines schweren Stativs *(T)* getragen. Der eine Wagearm besitzt ein Schraubengewinde *(m)*, auf welchem ein zur Äquilibrierung dienendes Gewicht *(S)* hin und her beweglich ist. Der andere Arm *(d)* geht in ein senkrecht emporsteigendes, kalibriertes Rohr *(R)* über. Abwärts von letzterem ragt die Druckpelotte *(P)* nieder, welche noch nach Belieben durch ein Gewicht *(G)* belastet werden kann und welche auf dem zu prüfenden Hautbezirke *(H)* ruht. Aus einer nebenstehenden Bürette *(B)*, die ein Stativ *(A)* hält, kann Quecksilber in der Richtung der Pfeile durch die eine Schneide des Wagebalkens bis in das Rohr *(R)* einsteigen. [Ein sehr zartes, leicht bewegliches Stück Gummischlauch verbindet die Schneide *(O)* mit einem fixierten Glasröhrchen, und weiterhin führt letzteres zu dem Gummischlauch der Bürette *(D D)*.] Ist der Hahn *(h)* geschlossen, so steigt bei jedem Druck auf den Schlauch *(D D)* das Quecksilber durch *d* in *R* empor und verstärkt den Druck der Pelotte *(P)*. Es ist ausgemessen, wie groß das Gewicht des Quecksilbers ist, welches einen Raumteil des Rohres *(R)* füllt. Das Werkzeug gestattet ohne jede anderweitige Erschütterung ganz beliebig schnelle oder langsame Druckschwankungen bei einer jeden (durch *G*) gewählten Anfangsbelastung. [In der Figur bedeutet *a* einen Trieb zur passenden Einstellung des Tragarmes *(b)*; — *t* ist eine Vorrichtung mit 2 Stellschrauben, welche ein Überschlagen des Wagebalkens verhüten.] Je umfangreicher auf den Schlauch *(D D)* gedrückt wird, um so größer ist natürlich der Druckzuwachs. Auch durch Erheben der Bürette *(B)* kann der Druck (wenn *h* offen ist) verstärkt werden. — Man kann natürlich auch, indem *P* zuerst unterstützt ist, das *Hg* verschieden hoch in *R* einsteigen lassen (zur Erzeugung eines verschieden hohen Druckes) und nach Schluß des Hahnes *(h)* und durch schnelle Beseitigung der Unterstützung den Druck der Pelotte plötzlich wirken lassen.

Die Resultate bei der Untersuchung der Unterschiedsschwelle für Druckreize werden genauer, wenn man die beiden zu vergleichenden Gewichte nacheinander auf die Haut (auf dieselbe oder auf verschiedene Stellen) aufsetzt, als wenn man sie gleichzeitig auf

verschiedenen Stellen einwirken läßt. — Mit der Zunahme der Zeit zwischen dem Aufsetzen der beiden Gewichte wird die Fähigkeit der Vergleichung geringer, und zwar bei verschiedenen Personen in verschiedenem Maße. Es muß daher bei den Versuchen die Zeit zwischen dem Aufsetzen der beiden Gewichte stets dieselbe sein.

E. H. Weber[70] fand bei seinen Untersuchungen, daß der Unterschied zweier Gewichte, der notwendig ist, um eine eben merkliche Verschiedenheit der durch dieselben bedingten Druckempfindungen hervorzurufen, stets einen bestimmten Bruchteil des Anfangsgewichtes darstellt, aber unabhängig ist von der absoluten Größe der beiden Gewichte. So wurden bei Ver-

Fig. 283.



Landois' Quecksilber-Druckwage.

suchen an den Fingerspitzen noch Differenzen zweier Gewichte wahrgenommen, die sich wie 29 : 30 verhielten, deren Unterschied also $^1/_{30}$ des absoluten Gewichtes betrug. Dieses *Weber*sche Gesetz ist von *Fechner*[73] ganz allgemein als „psychophysisches Gesetz“ aufgestellt worden (vgl. § 297). Die Gültigkeit des *Weber*schen Gesetzes für den Drucksinn ist jedoch nur beschränkt: wenn man von sehr leichten zu schwereren Gewichten aufsteigt, so wächst die Feinheit der Unterscheidung für zwei Gewichte zunächst, für schwerere Gewichte nimmt dann weiterhin das Unterscheidungsvermögen schnell wieder ab (*E. Hering, Loewit* u. *Biedermann*[74]).

*Weber*sches Gesetz.

A. Eulenburg[72] fand folgende Abstufungen der Unterschiedsempfindlichkeit des Drucksinnes: Stirn, Lippen, Zungenrücken, Wange, Schläfe zeigten Differenzen von $^1/_{40}$—$^1/_{30}$ an (200 : 205 bis 300 : 310 *g*). — Die Dorsalseite der letzten Fingerphalanx, des Vorderarmes, der Hand, der

1. und 2. Phalanx, die Volarseite der Hand und des Vorderarmes und Oberarm empfanden Unterschiede von $^1/_{10}$—$^1/_{20}$ (200 : 220 bis 200 : 210 *g*). — Vorderseite des Unterschenkels und Oberschenkels waren dem Vorderarm ähnlich. Dann folgten Fußrücken, Dorsum der Zehen; viel schwächer war die Empfindlichkeit an der Plantarseite der Zehen, der Planta selbst und an der hinteren Seite des Ober- und Unterschenkels. — *Dohrn*[71] suchte das kleinste Zusatzgewicht zu ermitteln, welches bei 1 *g* Belastung an den verschiedenen Hautstellen zuerst gefühlt wurde; dieses war für: 3. Fingerphalanx 0,499 *g*, Fußrücken 0,5 *g*, 2. Fingerphalanx 0,771 *g*, 1. Fingerphalanx 0,82 *g*, Unterschenkel 1 *g*, Handrücken 1,156 *g*, Handteller 1,018 *g*, Kniescheibe 1,5 *g*, Vorderarm 1,99 *g*, Sternum 3 *g*, Nabelgegend 3,5 *g*, Rücken 3,8 *g*.

Zeitliches Verhalten der Druck empfindungen.

Zeitliches Verhalten der Druckempfindungen. — Sehr schnell aufeinander folgende Druckreize müssen mindestens $^1/_{480}$—$^1/_{610}$ Sekunde voneinander getrennt sein, damit sie isoliert zur Perception gelangen. Schnellere Folge bewirkt Verschwimmen der Eindrücke. Als *Valentin*[75] die Fingerspitze gegen ein mit stumpfen Zähnen besetztes Rad hielt, empfand er den Eindruck eines glatten Randes, wenn die Zähne in den obengenannten Zwischenräumen die Haut streiften; bei langsamerer Drehung verursachte jeder Zahn eine Einzeldruckempfindung. Vibrationen von Saiten erkennt man noch als solche bei 1506—1552 Schwingungen in 1 Sekunde (*v. Wittich* u. *Grünhagen*[76]). — Nach *Bloch*[77] sollen jedoch an der Volarseite des Oberschenkels nur 52, am Handrücken 61, an den Fingerspitzen 70 Stöße in 1 Sekunde isoliert wahrgenommen werden können. — *Basler*[78] fand, daß bei mechanischer Reizung derselben Hautstelle mit zwei aufeinanderfolgenden Schlägen das Reizintervall größer als 0,05 Sek. sein mußte, damit beide Reize getrennt wahrgenommen wurden. — *v. Vintschgau* u. *Durig*[79] fanden, daß, wenn zwei aufeinander folgende elektrische Gefühlsreize die Mitte der Stirn treffen, im allgemeinen ein kürzeres Zeitintervall (0,022 Sek.) ausreicht, um dieselben als zeitlich getrennt zu erkennen, als wenn sie auf die Dorsalfläche des Unterarmes angebracht werden (0,033 Sek.).

Pathologisches. — Bei Hysterischen, welche an Hemianästhesie leiden, hat man die merkwürdige Beobachtung gemacht, daß das Gefühl der befallenen Seite wiederkehrt, wenn kleine Metallplatten oder Umschläge auf dieselbe gelegt werden (Metalloskopie). *Metalloskopie.* Dabei findet sich, daß bei diesem Wiedererwachen der Sensibilität die homologe Stelle der gesunden Seite oder Extremität anästhetisch wird. Es hat demnach eine Übertragung der Empfindung von der gesunden auf die affizierte Körperhälfte stattgefunden (Transfert de la sensibilité). *Transfert.* Ihre Erklärung findet die Tatsache darin, daß sich unter ganz normalen, physiologischen Verhältnissen ähnliches zeigt. Beim Gesunden hat nämlich jede Sensibilitätserhöhung an der einen Körperseite (durch Auflegen warmer Metallplatten oder von Umschlägen) eine gleichzeitige Verminderung der Sensibilität der anderen Seite zur Folge. Und umgekehrt findet man, wenn man eine Körperstelle durch Auflegen kalter Metallplatten weniger empfindlich maeht, daß alsdann die homologe Stelle der anderen Seite empfindlicher geworden ist (*Rumpf*[80], *M. Rosenthal*[81]).

341. Der Temperatursinn.[82]

Der Temperatursinn vermittelt uns diejenigen Empfindungen, welche bei thermischer Reizung der Haut hervorgerufen werden. Ein einheitlicher Temperatursinn existiert jedoch nicht: Kälte- und Wärmeempfindungen sind vielmehr streng voneinander zu scheiden als besondere Empfindungsarten. Denn nach der Entdeckung von *Blix*[64] und *Gold-*

scheider[65] ist nicht jede Hautstelle sowohl der Kälte- wie der Wärmeempfindung fähig, sondern es finden sich auf der Haut gewisse Punkte, deren Reizung nur Kälteempfindung bewirkt: Kältepunkte, und andere, deren Reizung nur Wärmeempfindung bewirkt: Wärmepunkte. Nirgends fallen Kälte- und Wärmepunkte zusammen; sie entsprechen den spezifischen Endapparaten der Kälte- resp. Wärmenerven.

Kälte- und Wärmepunkte.

Temperaturempfindungen können ausgelöst werden: von der äußeren Haut, der Haut des äußeren Gehörganges, den Schleimhäuten der Mund-, Rachenhöhle und des obersten Abschnittes der Speiseröhre, des vorderen Einganges und des Bodens der Nasenhöhle und des Kehlkopfes, des Afters. Manche Stellen haben eine gute Kälteempfindlichkeit bei geringer oder fehlender Wärmeempfindlichkeit (vgl. pag. 857). Gar keine Temperaturempfindung haben die Schleimhaut des Magens und Darms sowie die inneren Teile des Körpers überhaupt.

Die Wärme- und Kältepunkte sind sehr ungleichmäßig über die Haut verteilt; sie liegen meist in Gruppen zusammen, zwischen denen sich dann Lücken finden, in denen die Wärme- oder die Kältepunkte oder beide überhaupt fehlen. Die Kältepunkte sind zahlreicher als die Wärmepunkte; nach *Sommer*[83] finden sich durchschnittlich im Quadratzentimeter 13 Kältepunkte, dagegen nur 1,5 Wärmepunkte. Die Gesamtzahl der Kältepunkte für die ganze Körperoberfläche beträgt danach 250.000, die der Wärmepunkte nur 30.000. *Goldscheider*[65] gibt jedoch die Zahl der Temperaturpunkte viel höher an. Nach *Thunberg*[63] liegen die Kältepunkte oberflächlicher in der Haut als die Wärmepunkte. Nach *v. Frey*[84] stellen die *Krause*schen Endkolben die Endorgane für die Kälteempfindung dar; — welche Endapparate der Wärmeempfindung entsprechen, ist bisher noch nicht mit ausreichender Wahrscheinlichkeit festgestellt.

Prüfung.

Zur Untersuchung der Wärme- und Kältepunkte dient ein durch im Innern fließendes Wasser auf 45—49° erhitztes oder abgekühltes (15°), bleistiftförmiges Metallstäbchen; an den Kältepunkten wird bei leichter Berührung nur das kalte Stäbchen empfunden, und zwar als kalt (entsprechend verhalten sich die Wärmepunkte). Gegen vorsichtige Berührung mit Objekten von Hauttemperatur sind beide Punktarten unempfindlich.

Die Kälte- und Wärmepunkte geben auch bei Reizung mit heterologen Reizen (elektrische, mechanische Reize) stets nur Kälte- resp. Wärmeempfindung. Die Kältepunkte werden auch durch Temperaturen von + 45° und darüber erregt und geben dann ebenfalls eine Kälteempfindung (paradoxe Kälteempfindung, *v. Frey*[84]). Wirken Temperaturen von über 45° auf eine größere Fläche der Haut ein (nicht nur auf einen Temperaturpunkt), so werden dadurch stets Wärme- und Kältepunkte zugleich gereizt; die dabei entstehende Empfindung bezeichnen wir als „heiß“ (*Alrutz*[85]).

Paradoxe Kälteempfindung.

Bepinselung der Zunge und Mundschleimhaut mit 10%iger Cocainlösung hebt die Empfindung für warm und kalt völlig auf. Die kühlende Empfindung des Menthols beruht auf Reizung der Kältenerven; CO^2 erregt auf der äußeren Haut die Wärmenerven (*Goldscheider*[65]).

Bei der Temperaturempfindung wirkt der thermische Reiz auf die Endapparate, nicht etwa auf die Nerven selbst. Injiziert man eine Flüssigkeit, von der ein Tropfen, auf die Hautoberfläche gebracht, eine deutliche Temperaturempfindung bewirkt, in das subcutane Gewebe (in welchem doch die Temperaturnerven verlaufen), so hat man entweder gar keine oder eine ziemlich undeutliche dumpfe Temperaturempfindung (*Goldscheider*[65], *Imamura*[86]).

Indifferenztemperatur.

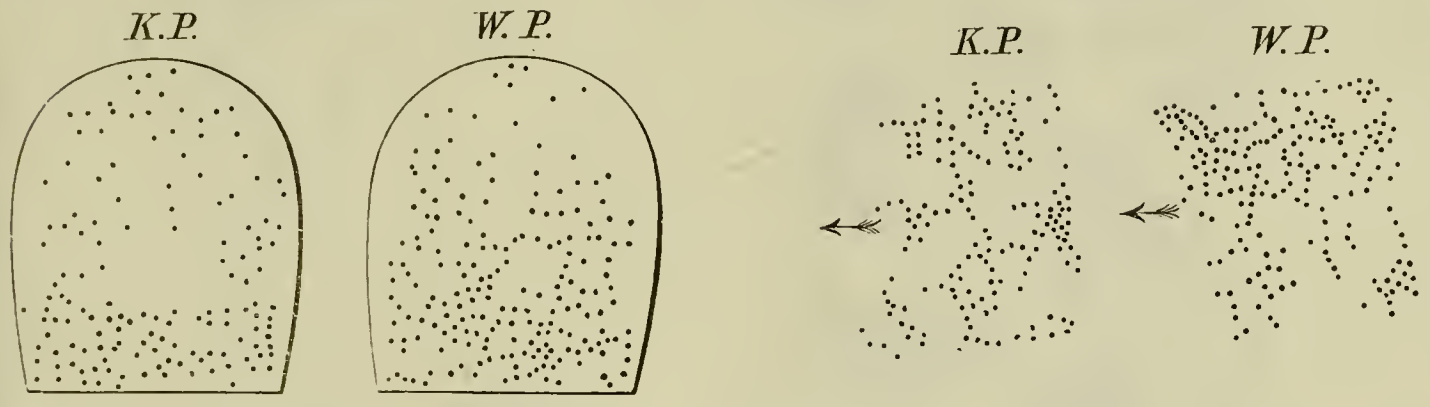
Diejenige Temperatur, welche weder als warm noch als kalt empfunden wird, heißt Indifferenztemperatur. Tatsächlich handelt es sich dabei nicht um eine bestimmte Temperatur, sondern um eine kleine Strecke (nicht über 0,5°), innerhalb deren weder warm noch kalt empfunden wird. Die Indifferenztemperatur ist an verschiedenen Körperstellen ver-

schieden; sie kann aber auch an derselben Körperstelle wechseln. Es kann daher eine Körperstelle an eine Temperatur, welche ihr zunächst warm resp. kalt erschien, adaptiert werden, so daß dieselbe nunmehr indifferent wirkt. Nach *Thunberg*[63] kann man die Finger für eine Temperatur von ungefähr 11° adaptieren, so daß nunmehr eine Temperatur von 12° als warm empfunden wird, und man kann sie andrerseits für 39° adaptieren, so daß eine nur unbedeutende Erniedrigung eine Kälteempfindung verursacht. *Adaptation.*

Tritt man aus einem kalten Raum in einen warmen, so empfindet man die Temperatur zunächst als warm, nach einiger Zeit hat man keine Wärmeempfindung mehr. Taucht man die Fingerspitzen der einen Hand in Wasser von 25°, die der andern in Wasser von 35° ($^1/_2$—1 Minute lang), sodann beide Hände in Wasser von 30°, so hat die eine Hand die Empfindung kalt, die andere die Empfindung warm.

Alle Momente, welche die Temperatur einer Hautfläche über ihre Indifferenztemperatur erhöhen, bewirken Wärmeempfindung; alle Momente,

Fig. 284.



A Kältepunkte, *B* Wärmepunkte von der Volarfläche des Nagelgliedes des Zeigefingers bis zu den Seitenrändern des Nagels (nach *Goldscheider*).

C Kältepunkte und *D* Wärmepunkte der radialen Hälfte der Dorsalfläche des Handgelenkes (der Pfeil zeigt die Richtung des Haarstriches an) [nach *Goldscheider*].

welche die Temperatur unter die Indifferenztemperatur erniedrigen, bewirken Kälteempfindung.

Nach *E. H. Weber*[70] entstehen Temperaturempfindungen nur bei Veränderung der Hauttemperatur; — nach *Hering*[87] ist dagegen die Eigentemperatur der thermischen Endapparate das Bestimmende; liegt die Eigentemperatur des Endapparates über seinem „physiologischen Nullpunkt“ (= Indifferenztemperatur des Endapparates), so empfinden wir warm, liegt die Eigentemperatur unter dem Nullpunkt, so empfinden wir kalt. Die eine oder die andere Empfindung ist um so stärker, je mehr die jeweilige Temperatur des thermischen Apparates von seiner Nullpunktstemperatur abweicht. Die *Hering*sche Theorie macht es verständlich, daß man, wenn die einwirkende Temperatur gewisse Grenzen überschreitet, dauernd Wärme- respektive Kälteempfindungen hat. *Theorien der Temperaturempfindung.*

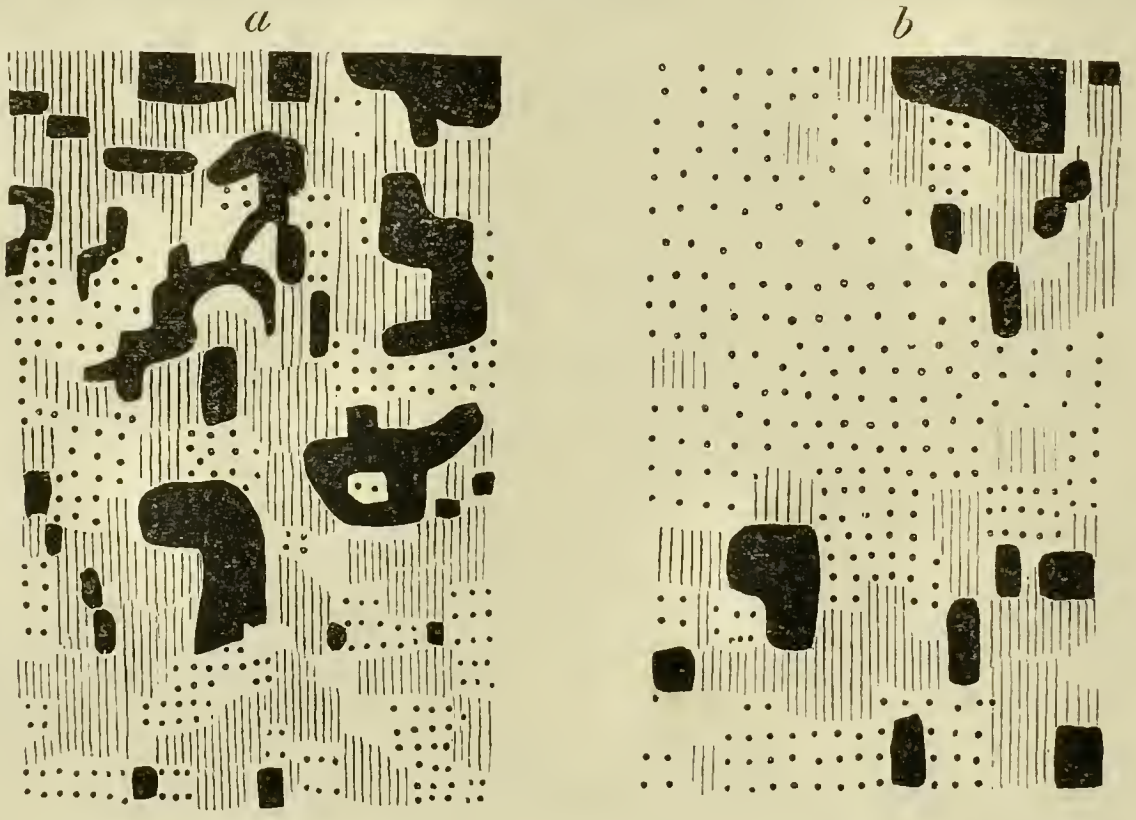
Die Wirkung eines bestimmten, die Haut treffenden thermischen Reizes hängt (außer von der Adaptation, vgl. oben, und der Intensität des thermischen Reizes) ab — 1. von dem Orte der Einwirkung. Die Empfindlichkeit für die Temperaturwahrnehmung ist an verschiedenen Hautstellen verschieden. Die Empfindlichkeit für die Kälte ist im allgemeinen größer als für die Wärme, — an der linken Hand größer als an der rechten (*Goldscheider*[65]). — Die verschiedenen Hautstellen differieren in der Feinheit der Wärmeperception, und zwar der Reihe nach: Zungen- *Einflüsse auf die Temperaturempfindung.*

spitze, Lider, Wangen, Lippen, Hals, Rumpf. Merkwürdigerweise hat die Haut in der Mittellinie (z. B. der Nase) ein stumpferes Wärmegefühl als die lateralen Bezirke (Nasenflügel) (*E. H. Weber*[70]).

Goldscheider[65] nimmt für die Empfindlichkeit in der Wahrnehmung der Kälte 12 empirisch festgesetzte Stufen, für die der Wärme 8 Stufen an. Jeder Hautstelle kommt eine bestimmte Stufe der Empfindlichkeit zu, welche bei allen Gesunden ziemlich konstant ist. So steht z. B. die Haut der Mammilla für die Kältewahrnehmung auf Stufe 11, für Wärme auf Stufe 8; — die Mitte der Fußsohle beziehentlich auf Stufe 7 und 2. (Vgl. Fig. 285.)

2. Von der Größe der Fläche, auf die der thermische Reiz einwirkt. Taucht man in dieselbe (warme oder kalte Flüssigkeit) gleichzeitig einen Finger der einen Hand und die ganze andere Hand, so ist die Wärme- oder Kälteempfindung an der ganzen Hand größer; so hält z. B. die ganze

Fig. 285.



Kälte- und Wärmesinn-Topographie von einer und derselben Stelle der vorderen Fläche des Oberschenkels. *a* Kältesinn, *b* Wärmesinn. (Die dunklen Stellen sind die stark empfindlichen, die gestrichelten die mittelmäßig, die punktierten die schwach und die leeren Stellen die gar nicht empfindlichen; nach *Goldscheider*.)

eingetauchte Hand Wasser von 29,5° für wärmer, als ein Finger Wasser von 32°.

3. Von der Schnelligkeit, mit welcher die Temperaturänderung der Haut erfolgt. In dieser Beziehung ist vor allem von Wichtigkeit das Wärmeleitungsvermögen des die Haut berührenden Körpers; je größer dasselbe ist, um so intensiver ist das Gefühl der Wärme resp. Kälte (vgl. § 203). Verschiedene Körper von gleicher Temperatur, aber ungleichem Wärmeleitungsvermögen erregen verschiedene Temperaturempfindungen.

Unterschiedsschwelle.

Die Unterschiedsschwelle für Temperaturreize. — Im Bereiche von 15,5—35° C empfindet man noch deutlich Wärmedifferenzen von 0,20—0,25° C an den Fingerspitzen (*E. H. Weber*[70]). Die Temperaturen, welche in der Nähe der Blutwärme liegen (von 33—27° C, *Nothnagel*[88]), werden (von den bevorzugten Stellen) am genauesten, selbst bis 0,05° C Differenz unterschieden (*Lindemann*[89]). Weniger genau lassen sich die Differenzen angeben in der Breite von 33—39° C, sowie zwischen 14—27° C.

Am besten wird die Wärmedifferenz wahrgenommen, wenn dieselbe Hautstelle schnell nacheinander von der verschiedenen Temperatur affiziert wird. Langsame Schwankungen einer kontinuierlich einwirkenden Temperatur werden um so unvollkommener empfunden, je langsamer sie erfolgen. Läßt man gleichzeitig nebeneinander zwei verschiedene Temperaturen einwirken, so verschmelzen leicht die Eindrücke, besonders wenn die beiden Stellen einander sehr nahe liegen.

Übung verschärft den Temperatursinn; venöse Blutfülle der Haut stumpft ihn ab, Verminderung des Blutgehaltes verfeinert ihn (*M. Alsberg*[90]).

Größere Empfindlichkeit für Temperaturdifferenzen wird beobachtet an Hautstellen, deren Epidermis nach Vesication und Bläschenausschlägen (Zoster) verdünnt ist. — „Eingeschlafene" Glieder, welche gegen schwache Druckreize taub sind, empfinden nicht Kälte; erst viel später erlischt die Funktion der Druck- und Wärmefasern (*Goldscheider*[65]).

342. Der Schmerzsinn.

Die Schmerzempfindung muß als eine besondere Empfindungsart den übrigen Hautsinnesempfindungen (Druck-, Kälte-, Wärmeempfindung) an die Seite gestellt werden. Nach den Untersuchungen *v. Frey*s[66] lassen sich auch für die Schmerzempfindung punktförmige Hautstellen maximaler Empfindlichkeit nachweisen: die Schmerzpunkte. Unter gewöhnlichen Verhältnissen ist zwar die Schmerzempfindung stets von Druck-, Kälte- oder Wärmeempfindung begleitet, was zu der Vorstellung geführt hat, die Schmerzempfindung entspräche einer besonders starken Erregung derjenigen Nerven, die bei schwächerer Reizung die anderen Hautsinnesempfindungen vermitteln. Man kann aber unter besonderen Bedingungen durch mechanische, chemische, thermische und elektrische Reize isolierte Schmerzempfindungen erhalten, die frei von begleitenden Druck- und Temperaturempfindungen sind (*v. Frey*[66], *Alrutz*[91]). *Schmerzpunkte.*

Die Schmerzpunkte fallen im allgemeinen nicht mit den Druckpunkten zusammen. Sie sind viel zahlreicher als die Druckpunkte, durchschnittlich finden sich über 100 im Quadratcentimeter. Die Schmerzpunkte sind gegen 1000mal weniger empfindlich als die Druckpunkte. — Die Enden der Schmerznerven müssen eine sehr oberflächliche Lage in der Haut haben (*v. Frey*[66], *Thunberg*[92]); *v. Frey*[66] vermutet, daß die freien intraepithelialen Nervenenden die der Schmerzempfindung dienenden Endapparate darstellen.

Schmerzempfindlichkeit tiefer gelegener Teile.

Schmerzempfindungen können nicht nur von der äußeren Haut ausgelöst werden, sondern auch von tiefer gelegenen Teilen. So sind ebenfalls schmerzempfindlich: die quergestreifte und glatte Muskulatur, die Sehnen, die Gelenke, das Periost. Wenig schmerzempfindlich ist die Mundhöhle (mit Ausnahme der Zähne, Zungenspitze und Lippenschleimhaut), eine größere Fläche der Wangenschleimhaut ist unempfindlich für Schmerz (*Kiesow*[67]). Die inneren Eingeweide der Brust- und Bauchhöhle sollen überhaupt keine Schmerzempfindlichkeit haben, unter pathologischen Bedingungen können aber sehr intensive Schmerzen von hier ausgelöst werden. Nach *Lennander*[93] ist das Peritoneum viscerale weder im gesunden noch kranken Zustande schmerzempfindlich, dagegen ist das Peritoneum parietale sowohl im gesunden wie im kranken Zustande schmerzempfindlich, besonders gegen mechanische Reize (Ziehung, Dehnung). Die unter pathologischen Verhältnissen von den inneren Baucheingeweiden ausgelösten Schmerzen würden danach durch eine Reizung des Peritoneum parietale zustande kommen. Ähnlich verhält sich die Schmerzempfindung der Pleuren. Nach *C. Ritter*[94] sind dagegen alle Organe der Bauchhöhle ausgesprochen schmerzempfindlich, am meisten empfindlich sind die Gefäße, Unterbindung der Gefäße wirkt an sich schmerzerregend, nicht etwa bloß durch Zerrung des Mesenteriums. Die angebliche Empfindungslosigkeit der Eingeweide erklärt sich nach *C. Ritter* dadurch, daß sie unempfindlich werden, wenn sie einige Zeit lang der Luft ausgesetzt gewesen sind (vgl. *L. R. Müller*[95], *Neumann*[96]). — Das Gehirn ist ebenfalls nicht schmerzempfindlich, wohl aber die Hirnhäute.

Alle Arten der Reize: mechanische, thermische, chemische, elektrische, sowie somatische (Entzündungen, Ernährungsstörungen u. dgl.) können Schmerz erregen. Gerade die letztgenannten scheinen besonders wirksam

zu sein, da manche Gewebe bei Entzündungen außerordentlich schmerzen (z. B. Muskeln, Knochen), während sie gegen Schnitte weniger empfindlich sind. Der Schmerz kann im ganzen Verlaufe eines sensiblen Nerven erregt werden, von seinem Centrum bis zur Peripherie; stets wird aber die Empfindung an das periphere Ende verlegt (Gesetz der exzentrischen Wahrnehmung). Hierbei kann es vorkommen, daß durch Reizung der Nerven, z. B. in der Narbe eines Amputationsstumpfes, ein Schmerzgefühl in solchen Teilen empfunden wird, die längst entfernt sind. — Bei häufiger Reizung im Verlaufe eines sensiblen Nerven kann es ferner vorkommen, daß der Nerv an der Stelle der Affektion leitungsunfähig wird. Peripherische Eindrücke können also nicht mehr zur Perception kommen. Wenn nun aber die schmerzerregende Noxe noch am centralen Ende der ergriffenen Nervenbahn fortwirkt, so wird diese Reizung noch exzentrisch wahrgenommen. So entsteht die auf den ersten Blick paradoxe Erscheinung der Anaesthesia dolorosa.

Gesetz der exzentrischen Wahrnehmung.

Anaesthesia dolorosa.

Beschränkung der Lokalisation.

Beachtenswert für die Schmerzempfindungen ist die Schwierigkeit, dieselben genau zu lokalisieren. Am besten gelingt dies noch, wenn der schmerzerregende Reiz peripherisch an kleiner Stelle wirksam ist (z. B. Nadelstich); wenn jedoch im Verlaufe der Nerven die Erregung stattfindet, oder im Centrum, oder an Nerven, deren Enden unzugänglich sind (Eingeweide), so entsteht ein nicht zu lokalisierender Schmerz (z. B. Leibweh). Bei heftigen Schmerzen kommt noch hinzu, daß sich leicht die Erscheinung der Irradiation der Schmerzen zeigt, wodurch die Lokalisierung unmöglich wird. — Selten pflegt der Schmerz kontinuierlich in gleichmäßiger Stärke anzuhalten, vielmehr kommt es in der Regel zu An- und Abschwellungen der Intensität und zu anfallartigen Verstärkungen. Es wird dies damit zusammenhängen, daß überhaupt häufig Schmerz entsteht durch Summation von Reizen, die jeder für sich keinen Schmerz erzeugen (*Naunyn*[97]).

Irradiation.

Intensität des Schmerzes.

Die Intensität des Schmerzes hängt ab zunächst von der Reizbarkeit der sensiblen Nerven. In dieser Beziehung herrschen teils bedeutende individuelle Schwankungen, teils sind einige Nerven, z. B. der Trigeminus und Splanchnicus, durch exzessive Empfindlichkeit vor den übrigen ausgezeichnet. — Je größer ferner die Zahl der ergriffenen Nervenfasern ist, desto größer ist der Schmerz. Endlich ist die Dauer von Einfluß, insofern dieselbe Erregung bei längerem Anhalten die Schmerzen bis zum Unerträglichen steigern kann. — Nach der Art der Empfindung pflegt man wohl stechende, schneidende, bohrende, brennende, schießende, klopfende, drükkende, nagende, reißende, zuckende, dumpfe Schmerzen u. dgl. zu unterscheiden, deren Ursache jedoch völlig unaufgeklärt ist. *Thunberg*[92] nimmt an, daß in oder unmittelbar unter der Haut zwei Arten Schmerznerven sich finden mit verschiedenen Energien; die eine Art gibt stechende, die andere dumpfe Schmerzempfindungen.

Qualitäten des Schmerzes.

Schmerzempfindlichkeit für mechanische Reize.

Die Schmerzempfindlichkeit kann für die verschiedenen Reize (mechanische, thermische, elektrische) gesondert geprüft werden. Für mechanische Reize fand *Motczutkowski*[98] die Beckengegend am wenigsten empfindlich, von hier nimmt die Empfindlichkeit nach allen Richtungen hin zu. Die ventrale Körperfläche ist weniger empfindlich als die laterale, letztere weniger als die dorsale. Geringere Empfindlichkeit zeigen auch die Gegenden mit dicker Epidermis; an solchen, welche äußeren Schädlichkeiten weniger ausgesetzt sind, über Gelenken und Knochennähten und auf dünnen Hautstellen herrscht gesteigerte Empfindlichkeit. — Thermische Reize: Erwärmung bis 52,6° C und Abkühlung von + 2,8° C an (*Donath*[99]) bewirken neben der Temperaturempfindung entschiedene Schmerzen, doch finden sich hier Schwankungen bei verschiedenen Individuen und an diversen Stellen bis — 11,4 und + 36,3° C. — Elektrische Reize: Nach *Bernhardt*[100] sind im folgenden nach Abstand der Rollen des Induktionsapparates die

Schmerzempfindlichkeit für thermische, elektrische Reize.

Empfindungsminima und dahinter (eingeklammert) die Schmerzminima eines Gesunden mitgeteilt: Zungenspitze 17,5 (14,1). — Gaumen 16,7 (13,9). — Nasenspitze, Lider, Zahnfleisch, Zungenrücken, rote Lippen 15,7—15,1 (13—12,5). — Wange, Lippen, Stirn 14,8—14,4 (13—12,5). — Akromion, Brustbein, Nacken 13,7—13 (11,5—11,2). — Rücken, Oberarm, Gesäß, Hinterhaupt, Lende, Hals, Vorderarm, Scheitel, Kreuz, Oberschenkel, Dorsum I. Phal., Fußrücken 12,8—12 (12—9,2). — Dors. II. Phal., Dors. d. Metacarp-Köpfchens, Handrücken, Unterschenkel, Nagelglied, Knie 11,7—11,3 (10,2—8,7). — Vol. cap. oss. metacarp,, Zehenspitze, Vola, II. Phalanx vol., Daumenballen, Plant. oss. I. metatars. 10,9—10,2 (8—4).

Doppelempfindungen bei Einzelreizung.

Durch eine einzelne momentane Hautreizung (z. B. momentaner Druck mit einer Nadel gegen die Haut) können zuweilen zwei Empfindungen ausgelöst werden; eine sofort eintretende Druckempfindung und nach einem empfindungslosen Intervall eine Schmerzempfindung. Bei größerer Stärke des Reizes können durch eine momentane Reizung (mechanische und thermische Reize) zwei getrennte Schmerzempfindungen hervorgerufen werden (*Gad* u. *Goldscheider*[101]). Die erstere Erscheinung einer durch ein empfindungsloses Intervall getrennten Druck- und Schmerzempfindung tritt nur dort auf, wo ein Druck- und ein Schmerzpunkt nahe beieinander liegen; sie wird bedingt durch die größere Trägheit des Schmerzorgans (*v. Frey*[66]). Die Erscheinung der zwei nacheinander entstehenden Schmerzempfindungen kommt nach *Thunberg*[92] zustande durch eine gleichzeitige Reizung der Nerven selbst und der Nervenenden. Während die ersteren die Erregung sofort weiter leiten, reagieren die letzteren erst nach einer bestimmten Latenzzeit.

Pathologisches.

Pathologisches: — Bei gesteigerter Empfindlichkeit der die Schmerzempfindung vermittelnden Nerven kann schon eine leise Berührung der Haut, ja sogar bloßes Anblasen die heftigsten Schmerzen verursachen (cutane Hyperalgie), namentlich bei entzündlichen und exanthematischen Zuständen der Haut. — Als cutane Paralgien kann man gewisse, unangenehme bis schmerzhafte Empfindungsanomalien bezeichnen, die häufig in der Haut lokalisiert sind: Hautjucken, Gefühl des Kribbelns oder Ameisenlaufens, des Brennens und der Kälte. — Bei Meningitis cerebro-spinalis fand man selten die merkwürdige Tatsache, daß ein Stich in die Sohle eine doppelte Schmerzempfindung und eine doppelte Reflexzuckung hervorrief. Vielleicht erklären sich diese Fälle dadurch, daß ein Teil der gereizten Nerven verspätete Leitung besaß (§ 246). — Sodann gehören hierher die durch krankhafte Vorgänge am Nervenapparate zur Ausbildung gelangenden Neuralgien, charakteristisch durch anfallsweise mit großer Heftigkeit und Ausstrahlung eintretende Schmerzen (man vergleiche z. B. die Neuralgie des Trigeminus, pag. 619). Sehr oft herrscht dort, wo die Nervenstämme aus Knochenkanälen, Fascienlücken oder Rinnen hervortreten, während der Anfälle auf stärkeren oder schwächeren Druck exzessive Schmerzhaftigkeit (*Valleix'* Points douloureux, 1811). Die Haut selbst, zu welcher der sensible Nerv verläuft, kann namentlich anfänglich größere Empfindlichkeit, bei längeren Leiden oft verminderte Empfindlichkeit bis zur Analgesie zeigen; im letzteren Falle kann es zur ausgeprägten Anaesthesia dolorosa kommen (pag. 866).

Hyperalgie.
Paralgie.

Hypalgie.
Analgie.

Verminderung oder selbst Aufhebung der Schmerzempfindungen (Hypalgie und Analgie) können sowohl durch Affektion der Nervenenden, als auch ihres Verlaufes, oder der centralen Insertion sich ausbilden.

Reflexschmerzen.

Bei schmerzhaften Affektionen der sensiblen Nerven der Eingeweide stellen sich häufig Schmerzen in entfernten Hautpartien ein, welche ihre Nerven aus demjenigen Rückenmarksniveau erhalten, in welches auch der sensible Visceralnerv eintritt (*Head*[102]). Hierher gehört das bekannte Auftreten von Schmerzen im linken Arm bei Herzaffektionen.

343. Der Raumsinn.[103]

Unter Raumsinn oder Ortssinn versteht man die Fähigkeit, die Hautsinnesempfindungen (sowohl die Druck-, wie Temperatur-, wie Schmerzempfindungen) an eine bestimmte Stelle des Raumes zu lokalisieren. Es handelt sich hierbei jedoch streng genommen nicht um einen besonderen Sinn, der etwa dem Drucksinn, Temperatursinn, Schmerzsinn an die Seite zu stellen wäre, sondern nur um eine Eigenschaft, die jeder Hautsinnesempfindung ebenso wie Qualität und Intensität zukommt und vermöge deren eine von einer bestimmten Hautstelle aus hervorgerufene Empfindung sich von jeder andern, von einer anderen Hautstelle aus hervorgerufenen unterscheidet. Diese Eigenschaft der Empfindung wird als „lokale Färbung“ oder als „Lokalzeichen“ bezeichnet.

Methoden der Untersuchung des Raumsinnes.

Methoden der Untersuchung: — 1. Man setzt zwei abgestumpfte Zirkelspitzen in verschieden großen Abständen auf die zu untersuchende Hautstelle und läßt angeben, bei welchem kleinsten Abstande die zwei Spitzen nur als ein Eindruck gefühlt werden. — 2. Man läßt die gesondert wahrnehmbaren Zirkelspitzen über andere Hautstellen bei feststehendem Abstande sich fortbewegen und fragt, ob die Versuchsperson den Eindruck einer Näherung oder Entfernung der Spitzen voneinander habe. — 3. Man setzt zwei ungleich weit geöffnete Zirkel auf zwei Hautstellen und läßt angeben, wann beide gleich weit gespreizt wahrgenommen werden: „*Fechner*s Methode der Äquivalente". — 4. Man kann auch mit einem stumpfen Stäbchen eine Hautstelle berühren und (bei geschlossenen Augen) anzeigen lassen, wo diese genau gelegen sei.

Bei der Untersuchung der kleinsten Distanz, in welcher zwei Punkte auf der Haut noch gesondert wahrgenommen werden können, ergibt sich nun die bemerkenswerte Tatsache, daß die Werte für diese Distanz verschieden ausfallen, je nachdem man die beiden voneinander zu unterscheidenden Punkte gleichzeitig oder nacheinander reizt. Man unterscheidet danach: — 1. die Simultanschwelle, d. h. die kleinste Entfernung zweier Punkte, bei der dieselben bei gleichzeitiger Reizung noch getrennt wahrgenommen werden, und — 2. die Successivschwelle, d. h. die kleinste Entfernung, bei der die beiden Punkte bei aufeinander folgender Reizung noch getrennt wahrgenommen werden (*v. Frey*[104]).

Simultan- und Successivschwelle.

Als Werte für die Simultanschwelle wurden bei einem Erwachsenen gefunden (die entsprechenden Werte für einen 12jährigen Knaben sind dahinter eingeklammert):

Zungenspitze 1,1 *mm* (1,1). — Dritte Phalanx Finger volar 2—2,3 (1,7). — Rote Lippe 4,5 (3,9). — Zweite Phalanx Finger volar 4—4,5 (3,9). — Erste Phalanx Finger volar 5—5,5. — Dritte Phalanx Finger dorsal 6,8 (4,5). — Nasenspitze 6,8 (4,5). — Metacarpalköpfchen volar 5—5,5—6,8 (4,5). — Daumenballen 6,5—7. — Kleinfingerballen 5,5—6. — Hohlhandmitte 8—9. — Zungenrücken Mitte und Rand, weiße Lippe, Metacarpus des Daumens 9 (6,8). — Dritte Phalanx Großzehe plantar 11,3 (6,8). — Zweite Phalanx Finger dorsal 11,3 (9). — Backe 11,3 (9). — Lid 11,3 (9). — Harter Gaumen Mitte 13,5 (11,3). — Unteres Drittel des Vorderarmes volar 15. — Jochbeinhaut vorn 15,8 (11,3). — Metatarsus hallucis plantar 15,8 (9). — Erste Fingerphalanx dorsal 15,8 (9). — Metacarpalköpfchen dorsal 18 (13,5). — Innere Lippe 20,3 (13,5). — Jochbeinhaut hinten 22,6 (15,8). — Stirn unten 22,6 (18). — Ferse hinten 22,6 (20,3). — Hinterhaupt unten 27,1 (22,6). — Handrücken 31,6 (22,6). — Unterkinn 33,8 (22,6). — Scheitel 33,8 (22,6). — Kniescheibe 36,1 (31,6). — Kreuzbein und Glutäen 40,6 (33,8). — Unterarm u. Unterschenkel 40,6 (36,1). — Fußrücken nahe den Zehen 40,6 (36,1). — Sternum 45,1 (33,8). — Nacken hoch 54,1 (36,1). — Rückgrat (fünfter Brustwirbel), untere Brust- und Lendengegend 54,1. — Nackenmitte 67,7. — Oberarm-, Oberschenkel- und Rückenmitte 67,7 (31,6—40,6).

Die Werte für die Successivschwelle werden stets kleiner gefunden als die für die Simultanschwelle. *v. Frey*[104] hat gezeigt, daß der Wert der Successivschwelle dem Abstande benachbarter Druckpunkte entspricht, daß also, wenn die Reize nacheinander stattfinden, jeder Druckpunkt von jedem andern unterschieden werden kann.

Richtungsschwelle.

Man hat endlich noch einen dritten Schwellenwert unterschieden, die Richtungsschwelle, d. h. die kleinste Entfernung zweier Punkte, in der dieselben nicht nur gesondert wahrgenommen werden, sondern auch ihre gegenseitige Lagebeziehung erkannt wird. Die Werte für die Richtungsschwelle liegen zwischen denen der Simultan- und Successivschwelle. — Über das Erkennen von Bewegungen mittelst des Tastgefühls vgl. *Basler*[105].

Allgemeine Gesetze über den Raumsinn.

Der Raumsinn einer Hautstelle ist um so schärfer ausgeprägt, je größer die Bewegungsfähigkeit der betreffenden Hautstelle ist, also an den Extremitäten gegen die Finger und Zehen hin zunehmend. Auch an Körperstellen, die besonders schnell bewegt werden, ist der Raumsinn stark ausgeprägt. — An den Gliedern ist der Raumsinn feiner der Breite nach als der Länge nach (an der Beugeseite der Oberextremität um $^1/_8$, an der Streckseite um $^1/_4$); ebenso ist die Beugeseite vor der Streckseite bevorzugt (an der Oberextremität um $^1/_6$).

Durch Übung kann der Raumsinn sehr verschärft werden [daher die Feinheit desselben bei Blinden (*Czermak*[106], *Gärttner*[107])], und zwar ist die Verschärfung stets beiderseitig (*A. W. Volkmann*[108]).

Benetzung der Haut mit indifferenten Flüssigkeiten steigert die Schärfe; wird dagegen die Haut zwischen zwei Spitzen, die noch gesondert empfunden werden, leise gekitzelt oder von unfühlbaren elektrischen Strömen durchflossen, so verschwimmen die Eindrücke ineinander (*Suslowa*[109]). Der Raumsinn wird unter Anwendung des konstanten Stromes an der Kathode versehärft (*Suslowa*[109]) (§ 254), ebenso durch Rötung der Haut infolge von Reizen (*Klinkenberg*[110]), auch durch geringe Dehnung der Haut (*Schmey*[111]), — auch vorübergehend nach Genuß von Coffein (*Rumpf*[112]). — Anämie (durch Hochlegen der Glieder) oder venöse Hyperämie (durch Venenkompression) stumpfen den Raumsinn ab (vgl. *Schmotin*[113], *Weber*[114]), ebenso zu häufige Wiederholung von Tastprüfungen (durch Ermüdung) (*M. Alsberg*[90]); — desgleichen abstumpfend wirken Kälte auf die Haut (*Goltz*[115]), der Einfluß der Anode (*Spanke*[116]), starke Dehnung der Haut, z. B. der Bauchdecken in der Schwangerschaft (*Teuffel*[117]), ferner vorhergegangene Anstrengung der unter dem Hautbezirke liegenden Muskeln (*Schmey*[111]), — sowie einige Gifte: Atropin, Daturin, Morphin, Strychnin, Alkohol (*Lichtenfels*[118]), Bromkalium, Cannabin (*Rumpf*[112]), Chloralhydrat.

Untersucht man nach Methode 4 (pag. 868), so findet man den Ortssinn am ausgeprägtesten im Gesichte und in den Gelenkfurchen der Finger; — dann folgen Handteller, Handrücken (Fehler bis $1^1/_2$ *cm*) — Hals, Unterarm (Fehler bis 2 *cm*), — Clavicular gegend, Oberarm, Bauch (Fehler bis 3 *cm*), — Brust, Fußrücken, Untersehenkel (Fehler bis 4 *cm*), — Obersehenkel (Fehler bis 7 *cm*). Berührung einer Zehe wird oft verwechselt. Schwangere lokalisieren schlecht auf ihrer Bauchhaut (*Leubuscher*[119]).

Täuschungen des Raumsinnes.

Täuschungen des Raumsinnes — kommen vielfach vor, die auffälligsten sind: 1. Eine gleichmäßige Bewegung über eine Hautfläche scheint an jenen Stellen schneller zu erfolgen, welche den feinsten Raumsinn besitzen. — 2. Berührt man bloß mit zwei Zirkelspitzen die Haut, so scheinen diese weiter voneinander, als wenn man mit denselben über die Haut hinwegstreicht (*Fechner*[120]). — 3. Eine Kugel mit kurzen Stäbchen belastet, erscheint uns größer als mit langen. — 4. Bei übereinander geschlagenen Fingern fühlen wir zwischengelegte kleine Körper doppelt (Versuch des *Aristoteles*). Bringt man dagegen bei übereinander geschlagenem Zeige- und Mittelfinger eine von zwei Kugeln mit der Daumenseite des Mittelfingers, die andere mit der Kleinfingerseite des Zeigefingers in Berührung, so hat man die Empfindung nur einer Kugel, die sich zwischen den beiden Fingern befindet: Umkehr des Versuchs des Aristoteles (*Ewald*[121]). — 5. Berührt man jedoch die Endglieder zweier Finger zuerst in der normalen Lage der Finger und dann dieselben Hautstellen bei gekreuzten Fingern, so scheinen die beiden berührten Stellen in derselben Lage zueinander zu liegen (*Henri*[103]). — 6. Werden Hautlappen transplantiert, z. B. ein gestielter Stirnlappen zur Nase hin, so fühlt der Operierte (falls die Stirnnerven funktionsfähig geblieben sind) den neuen Nasenteil oft Monate noch als Stirnteil.

Theorie des Raumsinns.

Eine Erklärung der Erscheinungen des Raumsinns muß ausgehen von der Tatsache, daß zwei benachbarte Druckpunkte bei Successivreizung voneinander unterschieden werden können. Man muß danach annehmen, daß jeder Druckpunkt in einer besonderen Art (in einer andern als die benachbarten) mit dem Centralnervensystem in Verbindung steht, etwa durch eine besondere Nervenfaser oder durch eine bestimmte Kombination von Nervenzweigen (*v. Frey*[104]). Wenn gleichwohl bei Simultanreizung benachbarte Druckpunkte nicht voneinander unterschieden werden, so ist dies auf eine wahrscheinlich im Centralorgan stattfindende Irradiation der Erregung (*Bernstein*[122]) zurückzuführen. Bei Successivreizung erfolgt beim Abklingen des ersten Reizes eine Verkleinerung des Bezirkes, auf den sich die Irradiation erstreckt, so daß nunmehr bei der durch den zweiten Reiz gesetzten Erregung eine Verschmelzung nicht mehr eintritt.

Lokalisation der Temperaturempfindungen.

Über die Lokalisation der Temperaturempfindungen ist festgestellt, daß die Wärmepunkte durchschnittlich in größeren Abständen doppelt gefühlt werden als die Kältepunkte. Als Minimalabstände ergaben sich auf der Stirn 0,8 *mm* für die Kältepunkte, 4—5 *mm* für die Wärmepunkte, an der Brust waren die entsprechenden Werte 2 und 4—5 *mm*, am Rücken 1,5—2 und 4—6, am Handrücken 2—3 und 3—5, an der Hohlhand 0,8 und 2, am Obersehenkel und Untersehenkel 2—3 und 3—4 *mm*.

Über die Lokalisation der Sehmerzempfindungen vgl. pag. 866.

344. Das Muskelgefühl. Die Gemeingefühle.

Das Muskelgefühl — vermittelt uns die Wahrnehmung der Lage, der aktiven oder passiven Bewegungen der Körperteile sowie die Wahrnehmung des Widerstandes und der Schwere (*Goldscheider*[65]). Das Muskelgefühl beruht jedoch keineswegs hauptsächlich auf der Erregung der aus den Muskeln kommenden centripetalen Nerven, sondern vielmehr auf der Sensibilität der Knochen, Fascien und Sehnen. Offenbar wird das Muskelgefühl vielfach vom Drucksinn unterstützt und umgekehrt. Das Muskelgefühl übertrifft an Feinheit den Drucksinn, da es Gewichtsdifferenzen wie 39:40 unterscheiden läßt, während der Drucksinn nur 29:30 auseinanderhält. Manche Muskeln, z. B. die Atemmuskeln, haben nur ein geringes Muskelgefühl — dem Herzen und den glatten Muskeln scheint es normal zu fehlen.

Untersuchung des Muskelgefühls.

Methode der Untersuchung: — Es werden Gewichte in ein Tuch gelegt, welches in Schleuderform um den zu prüfenden Teil (z. B. Unterschenkel) geschlungen wird. Der Untersuchte schätzt durch Heben und Senken die Größe der Gewichte, und zwar sowohl der Widerstandsdifferenzen (der Gewichte) als auch des Widerstandsminimums (Wahrnehmung der schwächsten Belastung).

Der Gesunde erkennt mit der Oberextremität 1 *g* Belastung, ebenso die Vermehrung um 1 *g* bei 15 *g* Anfangsgewicht, um 2 *g* bei 50 *g* Anfangsgewicht, um 3 *g* bei 100 *g* Anfangsgewicht. Der Kraftsinn einzelner Finger ist verschieden. Mit der Unterextremität (Belastung am Knie) erkennt man 30—40 *g*, oft erst ein größeres Gewicht. — Bei Blinden ist oft der Muskelsinn gesteigert (*Hocheisen*[123]).

Im Gebiete des Muskelgefühles kommen Täuschungen vor. Ein Gewicht von einer Extremität gehalten, scheint uns sofort leichter zu sein, sobald wir noch andere Muskeln des Gliedes contrahieren, welche zum Gewichthalten selbst nicht mitwirken (*Charpentier*[124]). bei umgekehrter Anordnung des Versuches dünkt es uns schwerer zu werden. Wenn man gleich schwere, aber verschieden voluminöse Gegenstände hebt, so hält man den größeren für leichter. — Ein mit beiden Händen gehobenes Gewicht erscheint leichter als von einer Hand gehoben. — Als „paradoxe Widerstandsempfindung“ bezeichnet *Goldscheider* die folgende Erscheinung. Wenn man in der Hand einen Faden hält, an dem unten ein nicht zu leichtes Gewicht befestigt ist, und nunmehr die Hand senkt, bis das Gewicht den Boden berührt, so fühlt man in diesem Moment einen deutlichen Widerstand, wie wenn man statt des Fadens mit einem festen Stabe den Boden berührte (*Goldscheider* u. *Blecher*[125]).

Paradoxe Widerstandsempfindung.

Zu intensive Tätigkeit der Muskeln ruft das Gefühl der Ermüdung, der Abgeschlagenheit und Schwere in den Gliedern hervor; diese Empfindungen sind ebenfalls auf das Muskelgefühl zu beziehen.

Über die Wahrnehmung der Lage und Bewegungen des Kopfes durch die halbzirkelförmigen Kanäle und die Säckchen des Labyrinths s. § 332.

Pathologisches: — Unter pathologischen Verhältnissen können Störungen im Bereiche der Hautsinnesempfindungen getrennt von Störungen des Muskelgefühls zur Beobachtung kommen. Ist nur die Hautsensibilität eines Gliedes aufgehoben, so kann bei geschlossenen Augen die Stellung desselben noch durchaus richtig beurteilt werden. Ist dagegen die gesamte Sensibilität (oberflächliche und tiefe) eines Gliedes vernichtet (bei Erhaltung der Bewegung), so ist der Patient bei geschlossenen Augen nicht imstande, die Lage des Gliedes oder einzelner Abschnitte desselben richtig anzugeben oder das Glied in eine bestimmte Lage zu bringen und darin zu erhalten (*Strümpell*[126]).

Gemeingefühle.

Die Gemeingefühle. — Unter Gemeingefühlen verstehen wir unangenehme oder angenehme Empfindungen in unseren mit Gefühl ausgestatteten Körperteilen, welche sich nicht auf äußere Objekte beziehen lassen. Es gehören hierhin Hunger, Durst, Ekel, Ermüdung, Schauder, Schwindel, Kitzel, Wollust, Wohlsein und Unwohlsein und die respiratorischen Gefühle der freien und der beengten Atmung.

Literatur (§ 334—344).

1. Zusammenfassende Darstellung: *Zwaardemaker:* Physiol. d. Geruchs. Leipzig 1895. E. P. **1**, 2, 1902, 896. *Nagel* in Handbuch d. Physiol. Braunschweig 1905. **3**, 589. *G. Cohn:* Die Riechstoffe. Braunschweig. — 2. *v. Brunn:* A. m. A. **39**, 1892, 630. — 3. *M. Schultze:* Sitz.-Ber. d. Berl. Akad. 13. Nov. 1856. Abhandl. d. naturf. Gesellsch. z. Halle. **7**, 1863. C. m. W. 1864, 385. — 4. *v. Brunn:* C. m. W. 1874. 709. A. m. A. **11**, 1875, 468. **17**, 1879. — 5. *Hoffmann:* Diss. Amsterdam 1866. — 6. *Exner:* S. W. A. **76**, 3. Abt., 1877. — 7. *Lustig:* S. W. A. **89**, 3. Abt., 1884, 119. — 8. *Paulsen:* S. W. A. **85**, 3. Abt., 1882, 348. — 9. *Kayser:* Z. O. **20**, 1889, 96. — 10. *Rethi:* C. P. **14**, 1900, 148. S. W. A. **109**, 3. Abt., 1900, 17. — 11. *Scheff:* W. m. P. 1895, 326. — 12. *Aronsohn:* A. P. 1884, 163. 460. 1886, 321. — 13. *Braune* u. *Clasen:* Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, **2**, 1870. — 14. *Rollett:* P. A. **74**, 1899, 383. — 15. *Nagel:* Z. P. P. **35**, 1904, 268. — 16. *Beyer:* Z. P. P. **35**, 1904, 260. — 17. *Fischer* u. *Pentzoldt:* A. Ch. Ph. **239**, 1887, 131. — 18. *Toulouse:* Révue de Médecine 1899, 895. — 19. *Toulouse* u. *Vaschide:* C. r. soc. biol. 1899. Castex's Bull. de Laryng., Otol. et Rhinol. **4**, 1901. — 20. *Veress:* P. A. **95**, 1903, 368. — 21. *Goldzweig:* Arch. f. Laryng. **6**, 1897, 137. — 22. *Rollett:* P. A. **74**, 1899, 383. — 23. *Nagel:* Vergleich. physiol. u. anat. Untersuch. über d. Geruchs- u. Geschmackssinn u. ihre Organe. Bibliotheca zoologica von Leuckart u. Chun. Heft 18. Stuttgart 1894. *Baglioni:* Die chemischen Sinne in Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Jena 1912. **4**, 538. — 24. Zusammenfassende Darstellung: *v. Vintschgau:* Hermanns Handb. d. Physiol. Leipzig 1880. **3**, 145. *Zwaardemaker:* E. P. **2**, 2, 1903, 699. *Nagel* in Handbuch d. Physiol. Braunschweig 1905. **3**, 621. — 25. *Klaatsch* u. *Stich:* V. A. **14**, 225. — 26. *Ochrwall:* S. A. **2**, 1891, 1. — 27. *Urbantschitsch:* Beobacht. über Anomalien des Geschmacks, der Tastempfind. u. der Speichelsekretion infolge von Erkrankungen der Paukenhöhle, Stuttgart 1876. — 28. *Kiesow:* P. S. **10**, 1894, 345. — 29. *Michelson:* V. A. **123**, 1891, 389. — 30. *Kiesow* u. *Hahn:* Z. P. P. **26**, 1901, 412. **27**, 1901, 80. — 31. *Kiesow:* Z. P. P. **36**, 1904, 90. — 32. *Schwalbe:* A. m. A. **3**, 1867, 504. **4**, 1867, 154. — 33. *Lovén:* A. m. A. **4**, 1867, 96. — 34. *Hoffmann:* V. A. **62**, 1875. — 35. *Schaffer:* S. W. A. **106**, 1897. — 36. *Verson:* S. W. A. **57**, 1868. — 37. *Davis:* A. m. A. **14**, 1877. — 38. *v. Vintschgau* u. *Hönigschmied:* P. A. **14**, 1877, 443. **23**, 1880, 1. — 39. *Sandmeyer:* A. P. 1895, 269. — 40. *S. Meyer:* A. m. A. **48**, 1896, 143. In. Diss. Berlin 1896. — 41. *v. Vintschgau:* P. A. **20**, 1879, 225. — 42. *Köster:* D. A. k. M. **68**, 1900, 343 u. 505. — 43. *Goldscheider* u. *Schmidt:* C. P. **4**, 1890, 10. — 44. *Kiesow:* P. S. **14**, 1898, 591. — 45. *Hänig:* Diss. Leipzig 1901. P. S. **17**, 576. — 46. *Camerer:* Z. B. **6**, 1870, 440. — 47. *Valentin:* Lehrb. d. Physiol. d. Menschen, 2. Aufl., Braunschweig 1848. — 48. *Camerer:* P. A. **2**, 1869, 322. — 49. *v. Vintschgau* u. *Hönigschmied:* P. A. **10**, 1875, 1. **12**, 1876, 87. **14**, 1877, 529. — 50. *Kiesow:* Z. P. P. **33**, 1904, 453. — 51. *Liechtenstein:* Jahrb. f. Kinderheilkunde **37**, 1894, 76. — 52. *Hooper:* Nature **35**, 1887, 565. — 53. *Shore:* J. o. P. **13**, 1892, 191. — 54. *Aduceo* u. *Mosso:* Giorn. R. Accad. med. 1886. — 55. *Nagel:* Z. P. P. **10**, 1896. — 56. *Zuntz:* A. P. 1892, 556. — 57. *v. Zeynek:* C. P. **12**, 1898, 617. — 58. *Hofmann* u. *Bunzel:* P. A. **66**, 1897, 215. — 59. *v. Vintschgau:* P. A. **20**, 1879, 81. — 60. *Meissner:* Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. Haut. Leipzig 1853. — 61. *Hartenstein:* Diss. Dorpat 1889. — 62. *Bonnet:* Morph. Jahrb. **4**, 1878. — 63. Zusammenfassende Darstellung: *Thunberg:* Nagels Handb. d. Physiol. Braunschweig 1905. **3**, 647. — 64. *Blix:* Z. B. **20**, 1884, 141. **21**, 1885, 145. — 65. *Goldscheider:* Monatsh. f. prakt. Dermatol. **3**, 1884. Über den Schmerz. Berlin 1894. Ges. Abhandl. Leipzig 1898. — 66. *v. Frey:* L. B. 1894, 185, 287. 1895, 116, 166, 172. 1897, 462. L. A. **23**, 1896, 175. — 67. *Kiesow:* P. S. **9**, 1894, 510. — 68. *v. Frey* u. *Kiesow:* Z. P. P. **20**, 1899. *Kiesow:* Z. P. P. **35**, 1904, 234. — 69. *Meissner:* Z. r. M. (3) **7**, 99. — 70. *E. H. Weber:* Wagners Handwörterb. d. Physiol. **3**, 2. Abt., 544. A. A. P. 1835, 152. — 71. *Dohrn:* Z. r. M. (3) **10**, 1861, 339. — 72. *Eulenburg:* B. k. W. 1869, 469. — 73. *Fechner:* Elemente der Psychophysik. Leipzig 1860. 2. Aufl. Herausgegeben von Wundt. Leipzig 1889. — 74. *Hering, Loewit* u. *Biedermann:* S. W. A. **72**, 3. Abt., 1875, 342. — 75. *Valentin:* A. p. H. **11**. — 76. *v. Wittich:* P. A. **2**, 1869, 329. — 77. *Bloch:* Travaux de laborat. de Marey **3**, 1876. **4**, 1878. — 78. *Basler:* P. A. **143**, 1911, 230. — 79. *v. Vintschgau* u. *Durig:* P. A. **69**, 1898, 307. — 80. *Rumpf:* B. k. W. 1879, Nr. 36. — 81. *Rosenthal:* Arch. f. Psychiatr. u. Nervenkrankh. **12**, 1881, Heft 1. — 82. Zusammenfassende Darstellung: *v. Frey:* E. P. **9**, 1910, 351. — 83. *Sommer:* W. B. 1900, 63. — 84. *v. Frey:* L. B. 1895, 172, 181. — 85. *Alrutz:* S. A. **10**, 1901, 340. — 86. *Imamura:* C. P. **17**, 1903, 233. — 87. *Hering:* S. W. A. **75**, 3. Abt., 1877, 101. — 88. *Nothnagel:* D. A. k. M. **2**, 1867, 284. — 89. *Lindemann:* Diss. Halle 1857. — 90. *Alsberg:* Diss. Marburg 1863. C. m. W. 1864, 66. — 91. *Alrutz:* S. A. **21**, 1910, 237. — 92. *Thunberg:* S. A. **11**, 1901, 382. **12**, 1902, 394. — 93. *Lennander:* Centralbl. f. Chirurg. 1901, Nr. 8. Mitteil. aus dem Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **10**, 1902. **15**, 1906. **16**, 1906. Deutsche Zeitschrift für Chirurgie **73**, 1904. — 94. *C. Ritter:* Centralblatt f. Chirurgie **35**, 1908, Nr. 20. Archiv für klinische

Chirurgie. **90**, 1909, 389. — 95. *L. R. Müller:* Mitteil. aus d. Grenzgebiet. der Medic. und Chirurg. 1908, 600. — 96. *A. Neumann:* Centralbl. f. d. Grenzgeb. d. Medic. u. Chirurg. **13**, 1910. — 97. *Naunyn:* A. P. P. **25**, 1889, 272. — 98. *Motczutkowski:* Nouvelle Iconographie de la Salpêtrière. **11**, 1898, 230. — 99. *Donath:* Arch. f. Psychiatr. **15**, 1884, 695. — 100. *Bernhardt:* Die Sensibilitätsverhältnisse der Haut. Berlin 1874, D. A. k. M. **19**, 1877, 382. — 101. *Gad* u. *Goldscheider:* Goldscheiders Ges. Abh. **1**, 397. — 102. *Head:* Die Sensibilitätsstörungen der Haut bei Visceralkrankheiten. Berlin 1898. — 103. Zusammenfassende Darstellung: *Henri:* Die Raumwahrnehmungen des Tastsinnes. Berlin 1898. — 104. *v. Frey:* W. B. 15. Nov. 1899. *Brückner:* Z. P. P. **26**, 1901, 33. *v. Frey* u. *Metzner:* Z. P. P. **29**, 1902, 161. *v. Frey* u. *Metzner:* Z. B. **56**, 1911, 537, 574. — 105. *Basler:* P. A. **132**, 1910, 494. **136**, 1911, 368. — 106. *Czermak:* S. W. A. **15**. 1855, 482. — 107. *Gärttner:* Z. B. **17**, 1881, 56. — 108. *Volkmann:* L. B. 1858, 38. — 109. *Suslowa:* Z. r. M. **17**, 1863, 155. — 110. *Klinkenberg:* Diss. Bonn 1883. — 111. *Schmey:* A. P. 1884, 309. — 112. *Rumpf:* 2. med. Kongr. z. Wiesbad. 1883. — 113. *Schmotin:* Z. B. **52**, 1909, 189. — 114. *Weber:* A. P. 1910. — 115. *Goltz:* Diss. Königsberg 1858. — 116. *Spanke:* Diss. Bonn. 1883. — 117. *Teuffel:* Z. B. **18**, 1882, 247. — 118. *Lichtenfels:* S. W. A. **6**, 1851, 265. — 119. *Leubuscher:* Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. **20**. — 120. *Fechner:* L. A. 1884, 202. — 121. *Ewald:* Z. P. P. **44**, 1909, 1. — 122. *Bernstein:* Untersuch. über d. Erregungsprozeß im Muskel- u. Nervensystem. Heidelberg 1870. Lehrb. d. Physiol. 1894, 568. — 123. *Hocheisen:* Diss. Berlin 1892. — 124. *Charpentier:* A. d. P. (5) **3**, 1891, 122. — 125. *Goldscheider* u. *Blecher:* A. P. 1893, 536. — 126. *Strümpell:* Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk. **23**, 1902.

Physiologie der Zeugung und Entwicklung.[1]

345. Formen der Fortpflanzung.

Abiogenesis (Generatio aequivoea), Urzeugung — die Entstehung lebender Wesen aus unbelebter Materie wurde noch bis in die Neuzeit als möglich angenommen. Während *Aristoteles* die Urzeugung sogar noch auf Insekten (Ungeziefer) und Frösche ausdehnte, hatten die neueren Anhänger dieser Anschauung sie nur noch für die niedersten Lebewesen (Infusorien, Bakterien) in Anspruch genommen. Aus zahlreichen Versuchen ist aber übereinstimmend das sichere Resultat hervorgegangen, daß in einer Substanz, die durch länger dauernde, hochgradige Erhitzung aller lebenden Keime wirklich beraubt und durch sicheren Verschluß (zugeschmolzene Glasgefäße) vor einer nachträglichen Verunreinigung mit solchen lebenden Keimen geschützt worden ist, niemals lebende Wesen entstehen. Es gilt also der Satz: Omne vivum ex ovo oder ex vivo (*Harvey* 1651). *Urzeugung.*

Da nach der *Kant-Laplace*schen Theorie von der Entstehung der Planeten die Erde sich einst in einem feuer-flüssigen Zustande befunden hat, der die Existenz lebender Wesen ausschließt, so entsteht die Frage nach dem Beginn des Lebens auf der Erde. Zwei Möglichkeiten für eine Vorstellung auf naturwissenschaftlicher Grundlage sind vorhanden. Entweder muß man annehmen, daß die Urzeugung nicht überhaupt unmöglich ist, daß sie nur unter den heute vorhandenen Bedingungen nicht beobachtet werden kann, dagegen in früheren Perioden der Erdentwicklung unter vollständig abweichenden Verhältnissen stattgefunden hat. Oder man stellt sich vor, daß ebenso wie die Materie selbst ewig ist, so auch lebende Keime von Anfang an im Weltall überall vorhanden gewesen sind (Panspermie), daß solche lebende Keime in einer bestimmten Periode der Erdentwicklung, in der die äußeren Bedingungen dafür auf der Erde vorhanden waren, auf die Erde gelangt sind und sich hier weiter entwickelt haben. Eine Entscheidung zugunsten der einen oder der anderen Anschauung ist natürlich nicht möglich.

Im Gegensatz zur Urzeugung bezeichnet man die Entstehung eines neuen lebenden Wesens aus einem andern als Elternzeugung oder Tokogonie; sie kann eine ungeschlechtliche oder geschlechtliche sein, und es können endlich auch beide Arten der Fortpflanzung bei derselben Tierart vorkommen: gemischte Fortpflanzung.

I. **Ungeschlechtliche Fortpflanzung** (Monogonie), auch vegetative Fortpflanzung genannt. — Sie ist dadurch charakterisiert, daß die Entstehung eines neuen lebenden Wesens ihren Ausgang nimmt von einem einzigen Organismus, und zwar auf Grund von Wachstumsvorgängen, die sich an diesem Organismus vollziehen und schließlich zur Abtrennung des neuen Lebewesens führen. Je nachdem das Waehstum den ganzen Körper des ursprünglichen Lebewesens umfaßt oder auf einen bestimmten Abschnitt des Körpers beschränkt ist, unterscheidet man Teilung und Knospung. *Ungeschlechtliche Fortpflanzung.*

1. **Teilung.** — Der ganze Körper des ursprünglichen Tieres wächst bis zu einer bestimmten Größe und teilt sich dann in zwei oder auch mehr neue Individuen, die untereinander durchaus gleichwertig sind; die neuen Individuen unterscheiden sich nicht wesentlich von dem ursprünglichen. Diese Art der Fortpflanzung kommt besonders den Protozoen zu, wird aber auch bei Metazoen (Coelenteraten, Würmern) beobachtet. — Die künstliche Zerteilung niederer Tiere und das Heranwaehsen der Teilstücke zu ganzen Wesen zeigte zuerst *Trembley* (1744) bei Hydra (vgl. § 154). *Teilung.*

2. **Knospung.** — Das der Fortpflanzung voraufgehende Wachstum ist auf einen bestimmten Körperabschnitt des ursprünglichen Tieres beschränkt; es kommt hier zur Bildung eines Auswuchses, der Knospe, die sich dann weiterhin zu einem dem ursprünglichen Tiere entsprechenden Organismus entwickelt: Mutter- und Tochtertier sind also im Anfang deutlich *Knospung.*

unterschieden. Die Knospung kommt bei den Protozoen, häufig aber auch bei Metazoen vor (Coelenteraten, Würmer). Die durch Knospung entstandenen neuen Wesen können sich entweder von dem Muttertiere loslösen und als Einzelindividuen weiterleben, oder sie bleiben dauernd mit dem Muttertiere vereint, so daß es zur Bildung eines Tierstocks (Cormus) kommt (bei Spongiarien, Cnidarien, Bryozoen, Tunicaten). Die einzelnen Individuen eines solchen Tierstocks können entweder alle die gleiche Gestalt haben, oder es kommt infolge einer Arbeitsteilung zu einem Polymorphismus (sehr ausgesprochen bei den Siphonophoren): den verschieden gestalteten Individuen kommt auch eine verschiedene Funktion zu, so daß man verdauende, bewegende, keimerzeugende unterscheiden kann.

Fortpflanzung durch Sporen.

Fortpflanzung durch Sporen. — Unter Sporen versteht man von manchen Lebewesen erzeugte einzellige Gebilde, die sich durch eine große Widerstandsfähigkeit gegen äußere Schädlichkeiten auszeichnen und die nach Trennung von dem Muttertier zu einem neuen Individuum sich heranbilden. Sie können bei vegetativer, aber auch bei nicht vegetativer Fortpflanzung entstehen. Die Fortpflanzung durch Sporen ist weit verbreitet bei den Pflanzen; im Tierreiche kommt sie nur bei den Protozoen (Sporozoen) vor.

Die rein ungeschlechtliche (vegetative) Fortpflanzung findet bei den Protozoen nur für eine bestimmte (freilich ziemlich große) Zahl von Generationen statt; dann treten Erscheinungen einer Depression oder Degeneration auf, aus der die Tiere nur gerettet werden können durch die **Conjugation,** — einen Vorgang, der bereits eine weitgehende Ähnlichkeit mit der geschlechtlichen Fortpflanzung aufweist: zwei Individuen verschmelzen miteinander. Entweder handelt es sich dabei nur um eine Vereinigung der Protoplasmaleiber oder es kommt auch zu einer Verschmelzung der Kerne; sogar die Bildung von Richtungskörpern (vgl. § 352) ist dabei beobachtet. Die miteinander conjugierenden Tiere können entweder völlig gleich sein (Isogameten) oder schon einen Unterschied in der Größe aufweisen: die kleineren, daher beweglicheren Mikrogameten befruchten die größeren, weniger beweglichen Makrogameten.

Conjugation.

Geschlechtliche Fortpflanzung.

II. **Geschlechtliche Fortpflanzung** (Amphigonie). — Sie ist dadurch charakterisiert, daß die Entstehung eines neuen Wesens ihren Ausgang nimmt von der Vereinigung zweier verschiedener Zellen, der männlichen und weiblichen Geschlechtszelle. Während bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung die Zellen der Teilstücke oder Knospen mit den übrigen Zellen des Körpers des Muttertieres gleichwertig sind, besteht bei der geschlechtlichen Fortpflanzung eine scharfe Trennung zwischen den Körperzellen, die an den allgemeinen Lebensprozessen des Tieres teilnehmen, und den Geschlechtszellen, welche von den anderen Funktionen des Körpers ausgeschlossen sind und nur der Fortpflanzung dienen. Die Geschlechtszellen sind nach zwei Richtungen hin verschieden ausgebildet. Die eine Art der Geschlechtszellen gewinnt unter Rückbildung ihres protoplasmatischen Anteils eine große Beweglichkeit: männliche Geschlechtszelle, Spermatozoon, Spermatosoma oder Spermie, — die andere Art der Geschlechtszellen bildet gerade den protoplasmatischen Anteil der Zelle besonders aus, häufig unter Aufnahme reichlichen Nahrungsmaterials, welches der Entwicklung des neuen Wesens dienen soll, sie sind daher meist unbeweglich: weibliche Geschlechtszelle, Ei, Ovum. Die Vereinigung der männlichen und weiblichen Geschlechtszelle wird als Befruchtung bezeichnet, aus dem befruchteten Ei entwickelt sich das neue Individuum. — Die beiden Arten der Geschlechtszellen sind meist auf zwei verschiedene Individuen verteilt, so daß das eine Individuum, das weibliche, nur Eier, das andere Individuum, das männliche, nur Spermatozoen zu erzeugen vermag. Es kommt aber auch vor, daß dasselbe Individuum sowohl männliche wie weibliche Geschlechtsdrüsen besitzt und daher sowohl männliche wie weibliche Geschlechtszellen produziert: Hermaphroditismus (z. B. bei Bandwürmern, Schnecken u. a.). Tritt Hermaphroditismus bei bestimmten Tierarten regelmäßig auf, so bezeichnet man ihn als normalen H.; es können aber auch bei solchen Tierarten, die in der Regel getrennten Geschlechts sind, ausnahmsweise hermaphroditische Individuen vorkommen: anormaler H. (vgl. pag. 926).

Parthenogenese.

Als eine Rückbildung der geschlechtlichen Fortpflanzung ist die **Parthenogenese** aufzufassen. Sie ist dadurch charakterisiert, daß sich weibliche Geschlechtszellen zu einem neuen Wesen zu entwickeln vermögen, ohne daß eine Befruchtung durch männliche Geschlechtszellen vorangegangen ist. Das klassische Beispiel liefern die Bienen. Im Bienenstock finden sich drei Arten von Individuen, die in ihrem Aussehen wie in ihrer geschlechtlichen Funktion voneinander verschieden sind: die Königin (geschlechtsreifes, begattungsfähiges Weib), die Arbeiter (geschlechtlich verkümmerte Weiber) und die Drohnen (Männer). Beim Schwärmen (Hochzeitsfluge) wird die Königin von einer Drohne begattet; der Samen (für 3—4 Jahre ihres zeugungsfähigen Lebens) im Receptaculum seminis aufbewahrt, kann von der Königin, wie es scheint, willkürlich den zu legenden Eiern entweder zur Befruchtung beigegeben oder von den Eiern ferngehalten werden. Aus allen befruchteten Eiern entstehen nur weibliche, aus allen unbefruchteten nur männliche Bienen. Ist die Königin fluglahm und kann dieselbe überhaupt

nicht begattet werden, so legt sie nur Drohneneier (Drohnenbrütigkeit). Reiche Fütterung der Larve des befruchteten Eies [vielleicht auch die Größe ihrer Wabe (Weiselwiege)] läßt ein ausgebildetes Weib (Königin) entstehen, während bei geringer Nahrung die geschlechtlich verkümmerten Arbeitsweiber entstehen (*Dzierzon* 1845). (Die gegen diese Theorie von *Dickel*[2] erhobenen Einwände sind von *Petrunkewitsch*[3] widerlegt.) — Die Parthenogenese bei einem noch nicht vollständig entwickelten Individuum wird als Pädogenese bezeichnet; sie kommt bei manchen Insekten vor, bei denen in den Larven noch vor der Verpuppung Eier gebildet werden, die sich ohne Befruchtung entwickeln.

Gemischte Fortpflanzung.

III. **Gemischte Fortpflanzung.** — Häufig kommt es vor, daß eine Tierart sich sowohl ungeschlechtlich, durch Teilung oder Knospung, als auch geschlechtlich durch Eier und Spermatozoen fortpflanzen kann (Corallen, Würmer). Wenn die verschiedenen Fortpflanzungsarten gesetzmäßig mit einander abwechseln, so daß die Individuen der einen Generation sich nur geschlechtlich, die der andern Generation sich nur ungeschlechtlich oder nur parthenogenetisch fortpflanzen, so spricht man von Generationswechsel. Je nachdem mit der geschlechtlichen Fortpflanzung abwechselt die ungeschlechtliche oder die parthenogenetische Fortpflanzung, kann man zwei Formen des Generationswechsels unterscheiden:

Generationswechsel.

1. **Generationswechsel** im engeren Sinne, Metagenesis (*Adelbert v. Chamisso* 1815, *Steenstrup* 1842). Es wechseln im regelmäßigen Cyclus mit einander ab geschlechtlich sich fortpflanzende Individuen: Geschlechtstiere, und ungeschlechtlich sich fortpflanzende: Ammen; diese beiden Arten von Individuen sind meist auch außer durch die Fortpflanzung durch ihre Form und ihre Ausbildung von einander verschieden. Das typische Beispiel für den Generationswechsel sind die Hydromedusen: die Amme ist hier der festsitzende, meist durch Vereinigung zahlreicher Individuen eine Kolonie bildende Polyp: dieser erzeugt ungeschlechtlich, durch Knospung die Meduse, die frei beweglich und viel höher ausgebildet ist als der Polyp. Die Meduse bildet Spermatozoen und Eier, aus denen dann wieder Polypen hervorgehen.

Heterogonie.

2. **Heterogonie.** Es wechseln miteinander ab geschlechtlich erzeugte und parthenogenetisch erzeugte Individuen. Bei gewissen Crustaceen (Daphniden) treten Männchen nur zu gewissen Zeiten (meist beim Eintritt der kalten Jahreszeit) auf: im Sommer werden die kleineren Sommereier gebildet, welche sich parthenogenetisch entwickeln: wenn dann die Männchen auftreten, so werden die größeren Wintereier gebildet, die der Befruchtung bedürfen; aus ihnen entwickelt sich dann wieder die parthenogenetische Generation. — Ähnliche Verhältnisse finden sich bei den Blattläusen (Aphiden).

Entwicklung.

Die Entwicklung der Eier zu dem neuen Individuum vollzieht sich entweder innerhalb des mütterlichen Organismus: lebendige Junge gebärende, vivipare Tiere, — oder außerhalb desselben: eierlegende, ovipare Tiere. Lebendige Junge gebären die meisten Säugetiere (Echidna und Ornithorhynchus dagegen legen Eier); es kommen aber lebendige Junge gebärende Tierarten auch unter den Amphibien, Reptilien, Fischen (Haifische) und Insekten vor. Bei den eierlegenden Tieren können entweder die unbefruchteten Eier nach außen entleert werden, so daß auch die Befruchtung außerhalb des mütterlichen Organismus stattfindet, — oder die Befruchtung vollzieht sich in der Mutter, so daß die nach außen abgelegten Eier bereits befruchtet sind und sich schon in der Entwicklung befinden (Vögel). So lange das sich entwickelnde neue Individuum sich in den Eihüllen befindet, wird es als Embryo bezeichnet. Es kann die Eihüllen als vollständig ausgebildetes Wesen verlassen oder in einem noch unfertigen Zustande, als sogenannte Larve. Die postembryonale Entwicklung der Larve zu dem ausgebildeten geschlechtsreifen Tiere kann entweder in direkter Weise vor sich gehen, so daß allmählich die Ausbildung der Larve sich der des fertigen Tieres immer mehr nähert, oder es kann eine indirekte Entwicklung auf Umwegen erfolgen: Metamorphose. Bei einer derartigen Entwicklung besitzt nicht nur das fertige Tier Organe, die der Larve noch fehlen; sondern es werden auch bei der Larve Organe ausgebildet, die später wieder zugrunde gehen und also bei dem fertigen Tiere nicht mehr vorhanden sind. Beispiele für die Metamorphose liefern die Insekten (Raupe, Puppe, Schmetterling), die Amphibien (Kaulquappe, Frosch).

Metamorphose.

346. Der Samen.

Chemische Zusammensetzung.

Der ejaculierte Samen ist mit dem Sekrete alveolärer Drüsen der Kanälchen des Nebenhodens, der traubenförmigen Drüsen des Vas deferens, der *Cooper*schen und Prostatadrüsen und mit der Flüssigkeit der Samenblasen vermischt. Er reagiert neutral bis alkalisch und enthält ca. 90% Wasser, Serumalbumin, Alkalialbuminat [Propepton aus den akzessorischen

Drüsen (*Posner*[4])], Nuclein, Mucin, Lecithin, Cholesterin, Fette und unter den (etwas über 2%) Salzen namentlich phosphorsaure der Alkalien und Erden, neben schwefelsauren, kohlensauren und Chloriden.

Samenflüssigkeit.

Die zähklebrige, weißliehgelbe Samenflüssigkeit, — zum großen Teile Beimischung aus den oben genannten Organen, wird an der Luft zuerst gallertartig geronnen, dann wieder dünnflüssiger, naeh Wasserzusatz gelatinös, weißliehdurchscheinende Flocken abscheidend. Sie bildet bei längerem Stehen längliche, an ihren Enden meist verjüngte, rhomboedrisehe Krystalle (*Böttcher*[5] 1865), welehe aus dem Phosphat einer organisehen Basis (*Schreiner*[6] 1878), dem Spermin ($C_2 H_5 N$; — ?) bestehen (*Poehl*[7]), das beim Zerfall von Nuelein sich bildet. Diese Krystalle (Fig. 286) entstammen zum Teil aueh dem Prostatasafte [und sind ähnlich, aber nieht identiseh (vgl. *Cohn*[8], *Lewy*[9]) mit den sogenannten *Charcot*schen Krystallen (1853), vgl. Sputum, § 94, *f*]. — Samen (auch in Wasser aufgeweichte Flecke) gibt mit wässeriger konzentrierter Jodjodkaliumlösung Krystallbildung (nieht unähnlich den Häminkrystallen) (*Florence*[10]). Die Bildung derselben ist dureh eine Stufe des Leeithinzerfalles bedingt, naeh *Bocarius*[11] dureh Cholin. [Aueh andere lecithinhaltige Körper bilden dureh Fäulnis Neurin, Cholin und andere Spaltungskörper und geben dann dieselbe Reaktion (*Gumprecht*[12]).] — Der Prostatasaft ist dünnflüssig, milehig, amphoter oder leieht sauer reagierend und besitzt den Samengerueh, welehen die gelöste *Schreiner*sehe Basis abgibt (*P. Fürbringer*[13]), die zur Bildung der Krystalle nötige Phosphorsäure liefert der Samen. Vielleieht verleiht der Prostatasaft den Samenfäden den für ihre Befruehtungsfähigkeit notwendigen Bewegungsanreiz (*P. Fürbringer*[13]). [Ovarium, Thyreoidea, Milz, Pankreas, Leukoeyten enthalten gleiehfalls, aber weniger Spermin.] Einen, dem des Samens ähnlichen Gerueh besitzt aueh das *Brieger*sehe Cadaverin (Pentamethylendiamin, vgl. pag. 288), sowie überhaupt die freien Diamine. [Diese sind es aueh, welehe den Sägespänen macerierter Knoehen und mitunter nieht mehr frisehen Eiern oder Heehten, wohl aueh einigen Blüten (Rheum, Rhus, Berberis) den samenähnliehen Gerueh verleihen.] — Im Sekrete der Samenblase (Meersehwein) ist viel Fibrinogen (*Landwehr*[14]). —

Fig. 286.

Samenkrystalle.

Die Samenfäden.

Die Samenfäden (Spermatozoen, Spermatosomen, Spermien) — (*Ludwig v. Ham,* Schüler *Leeuwenhoeks*, 1674), 52—62 μ lang, bestehen aus einem abgeflacht birnförmigen Kopfe (Fig. 287, *1* und *2 k*), einem pfriemförmigen, sich an das dickere Ende ansetzenden Mittelstück *(m)* und der fadenförmig verlängerten Cilie (Geißel oder Schwanz) *(f)*, durch deren Hin- und Herschlagen sie sich, oft um die Achse rotierend, in 1 Minute um 3,6 *mm* fortbewegen (*Lott*[15]); am schnellsten sofort nach der Ejaculation. — Der Kopf der Samenfäden entspricht dem Kern einer Zelle; das Mittelstück enthält das Centrosoma (vgl. pag. 896); der Schwanz entspricht dem protoplasmatischen Körper einer Zelle.

Chemie der Samenfäden.

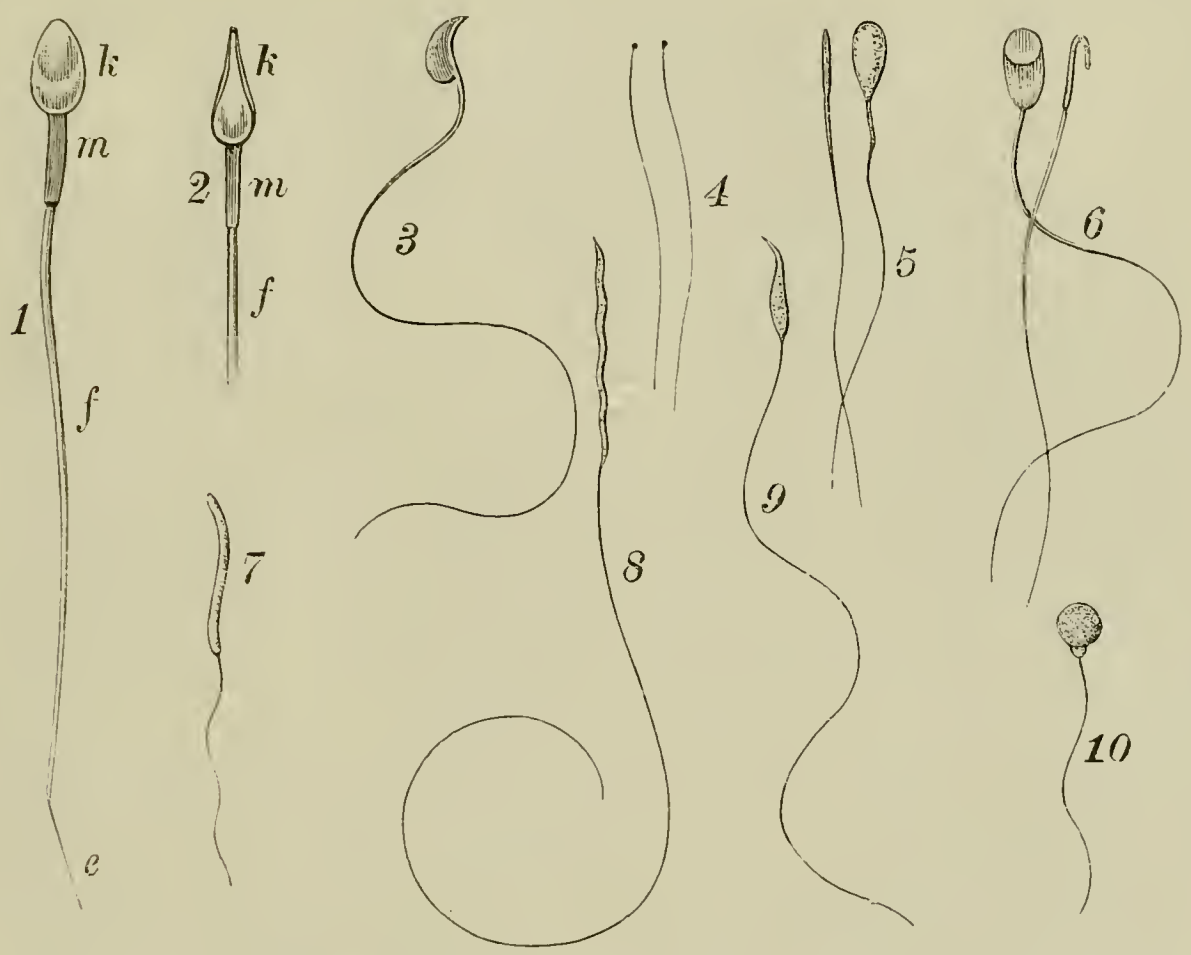
Die chemische Zusammensetzung der Spermatozoen (*Burian*[16]) ist dementsprechend ganz verschieden für den Kopf und den Schwanz. Der Kopf besteht zum bei weitem größten Teil aus Nucleoproteiden (vgl. pag. 14), die aus Nucleinsäure und Eiweiß zusammengesetzt sind. Während die Nucleinsäure in den Spermatozoenköpfen zahlreicher Tiere (wie auch in den Kernen vieler Körperzellen) dieselbe chemische Verbindung zu sein scheint, sind die Eiweißanteile bei verschiedenen Tieren verschieden. Bei den Wirbeltieren mit Ausnahme der Fische sind es echte Eiweißkörper; bei den Wirbellosen und gewissen Fischen sind

es Histone (vgl. pag. 13), die schon durch einen weit höheren Gehalt an Diaminosäuren charakterisiert sind; bei vielen anderen Fischen endlich sind es Protamine, in denen die Diaminosäuren (vor allem das Arginin) quantitativ vorherrschen. Neben den Nucleoproteiden findet sich noch eine sehr geringe Menge eines eisenhaltigen Eiweißkörpers. — Der Schwanz der Spermatozoen enthält außer Eiweiß reichlich fettartige Substanzen: Lecithin, Cholesterin, sowie ein echtes, sehr ölsäurereiches Fett.

Formen der Samenfäden.

Bei den meisten Tieren haben die Samenfäden die Haarform mit größeren oder kleineren Köpfchen. Letztere sind elliptisch (Säuger) oder birnförmig (Säuger) oder walzenförmig (Vögel, Amphibien, Fische) oder korkzieherförmig (Singvögel, Haie, Paludinen) oder

Fig. 287.



Spermatozoen: — *1* vom Menschen (600mal vergr.), der Kopf von der Fläche gesehen, — *2* der Kopf von der Kante gesehen, *k* Kopf, *m* Mittelstück, *f* Schwanz, *e* Endfaden (nach *Retzius*), — *3* Samenfäden der Maus, — *4* von Bothriocephalus latus, — *5* vom Reh, — *6* vom Maulwurf, — *7* vom Grünspecht, — *8* von der Schwarzdrossel, — *9* vom Bastard vom Stieglitz-M. und Kanarienvogel-W., — *10* vom Cobitis (Wetterfisch) nach *A. Ecker*.

einfach haarförmig (Insekten u. a.) (Fig. 287). Unbewegliche Samenzellen, ganz von der Fadenform abweichend, finden sich bei den Myriapoden und Austern.

Der Kopf (Säuger) besteht aus einem vorderen und hinteren Stücke. Vom Hinterstück ragt ein Fortsatz kugelförmig in das Innere des Vorderstückes hinein. Ein sehr zartes Häutchen bedeckt als „Kopfkappe“ den vorderen Abschnitt des Kopfes. Bei den Samenfäden einiger Wirbeltiere findet sich am Vorderende des Kopfes ein mit Widerhaken besetzter „Spieß“, welcher der Kopfkappe entspricht.

G. Retzius[17] beschreibt bei den Samenfäden noch ein besonderes, abgesetztes Endstück des Schwanzes, welches das äußerste Stück desselben darstellt (Fig. 287. *1. e*). Durch den Schwanz hindurch zieht ein Achsenfaden, von einem Protoplasmamantel umgeben (*Eimer*[18]), welcher nur an der Schwanzspitze fehlt. Der Achsenfaden besteht aus zwei Fäden, welche jeder wieder aus zahlreichen Primitivfäserchen zusammengefügt sind. Auch das Endstück läßt sich bis in 4 Fäserchen zerlegen (*Ballowitz*[19]). — Im normalen Sperma der Säugetiere kommen regelmäßig, wenn auch selten zweischwänzige Spermatozoen vor (*Ballowitz*[20]).

Bei Insekten und Amphibien ist der nicht fibrilläre Achsenfaden das Stützgebilde. Bei manchen Tieren kommen noch kompliziertere Bildungen vor. Nur die Achsenfäden mit fibrillärer Struktur zeigen Bewegungserscheinungen, die nicht fibrillär gebauten sind bewegungslos (*Ballowitz*[19]).

Die Zahl — der Samenfäden beträgt beim Menschen nach *Lode*[21] 60876 in 1 mm^3, nach sexuellen Erregungen steigt sie. Die Gesamtmenge des ejaculierten Samens beträgt im Mittel 3373 mm^3 mit über 200 Millionen Samenfäden. Auf 1 reifes menschliches Ovulum würden schätzungsweise fast 850 Millionen Samenfäden kommen.

Bewegung. **Die Bewegung der Samenfäden** — erfolgt durch die im Kreise schlagende, geißelnde Schwingung des Schwanzes, welche zugleich eine Drehung um die Längsachse bewirkt und ausgeht von dem Protoplasma des Mittelstücks und des Schwanzes [welche auch losgelöst für sich der Bewegung fähig sind (*Eimer*[18])]. Menschliche Fäden sah man kühl aufbewahrt noch nach 9 Tagen beweglich (*Piersol*[22]). So lange die Samenfäden ohne Verdünnungsmittel im Hoden ruhen, fehlt ihnen die Bewegung. Besonders beweglich erhalten sie sich in den normalen Sekreten der weiblichen Sexualorgane; auch in allen normalen, animalischen Sekreten (nicht im Speichel) bewegen sie sich ziemlich lange fort. Bei Wasserzusatz rollen sie sich sofort ösenartig um und erlahmen; lähmend wirken ferner Alkohol, Äther, Chloroform, Creosot, ferner Gummi, Dextrin und Pflanzenschleim, konzentrierte Traubenzuckerlösung sowie zu sehr alkalischer Uterin- und zu saurer Vaginalschleim, Säuren und Metallsalze, zu hohe und zu niedere Temperaturen. — Indifferent verhalten sich für die Bewegung die Narcotica (sofern sie chemisch nicht different sind), ebenso mittelstarke Lösungen von Harnstoff, Zucker, Eiweiß, Kochsalz, Glycerin, Amygdalin u. a. Doch wirken diese bei zu großer Verdünnung wie Wasser und bei zu hoher Konzentration durch Wasserentziehung lähmend. — Merkwürdig ist, daß die nach Wassereinwirkung eintretende Ruhe sowie auch die Ruhe bei allmählichem Nachlassen der Bewegung durch verdünnte Alkalien wieder aufgehoben werden kann, wie es auch die Wimperepithelien zeigen. Nach *Hirokawa*[23] ist auch der günstige Einfluß des Prostatasekrets auf die Spermatozoen einfach auf den Alkaligehalt desselben zurückzuführen. *Engelmann*[24] schreibt selbst geringen Mengen von Säuren, Alkohol und Äther wiederbelebende Kraft zu. Nach *Günther*[25] hemmen die Säuren die Bewegung, ohne die Spermatozoen abzutöten; die Wirkung kann durch Alkalien wieder aufgehoben werden. Die Samenfäden des Frosches können viermal nacheinander ohne Nachteil einfrieren, sie ertragen eine Hitze bis zu 43,75° C und leben in den in die Bauchhöhle anderer Frösche überpflanzten Hoden bis 70 Tage (*Mantegazza*[26]).

Bewegungshemmende Mittel.

Indifferente Flüssigkeiten.

Wiederbelebende Mittel.

Neben den Samenfäden finden sich im Samen: Samenzellen, spärliche Epithelien der Samenwege (vereinzelte davon colloid entartet), zahlreiche Lecithinkörner, geschichtete Amyloidkörper (inkonstant), körniges oder scholliges, gelbes Pigment, zumal im Alter, Leukocyten und Spermakrystalle (*Fürbringer*[13]).

Spermatogenese. **Die Entwicklung der Samenfäden.** — In dem Epithel der gewundenen Hodenkanälchen unterscheidet man zwei Arten von Zellen: die Samenzellen, Ursamenzellen oder Spermatogonien und die (*Sertoli*schen) Stützzellen. Die Bildung der Samenfäden geht aus von den Spermatogonien. Diese vermehren sich durch indirekte Teilung, rücken gegen das Innere des Samenkanälchens heran, nehmen an Größe zu und heißen nun Spermatocyten oder Samenmutterzellen. Die Spermatocyten machen nun zwei unmittelbar aufeinander folgende Zellteilungen durch, ohne daß zwischen den beiden Teilungen (wie sonst bei der Zellteilung) der Kern in den Ruhezustand übergeht: es entstehen so aus jeder Spermatocyte vier Zellen, die Spermatiden. Diese sind infolge des eigenartigen Teilungsvorganges dadurch ausgezeichnet, daß jede nur die halbe Masse des Chromatins und die halbe Zahl der Chromosomen (Kernsegmente) eines Normalkerns enthält: Reduktionsteilung (vgl. die entsprechenden Vorgänge bei der Reifung der Eier pag. 882, 892). Jede Spermatide geht nun in einen Samenfaden oder Spermatosoma über, indem der Kern der Zelle zum Kopfe, ein geringer Teil des Zellprotoplasmas zur Cilie des Samenfadens wird. — Zur vollen Ausbildung der Samenfäden ist es nötig, daß sich die Spermatiden durch eine Art von Copulation mit dem freien Ende der *Sertoli*schen Stützzellen vereinigen und hier wie auf einem ernährenden Stamme völlig ausreifen; schließlich lösen sie sich los.

Akzessorische Geschlechtsdrüsen. Die Bedeutung der Sekrete der akzessorischen Geschlechtsdrüsen (Glandulae prostaticae, vesiculares, Cowperi) ist nicht völlig aufgeklärt. Daß dieselben bei der Zeugung eine Rolle spielen, geht daraus hervor, daß nach ihrer Exstirpation das Zeugungsvermögen des Samens oft aufhört (dies wird jedoch auch bestritten). Bei Ratten, die

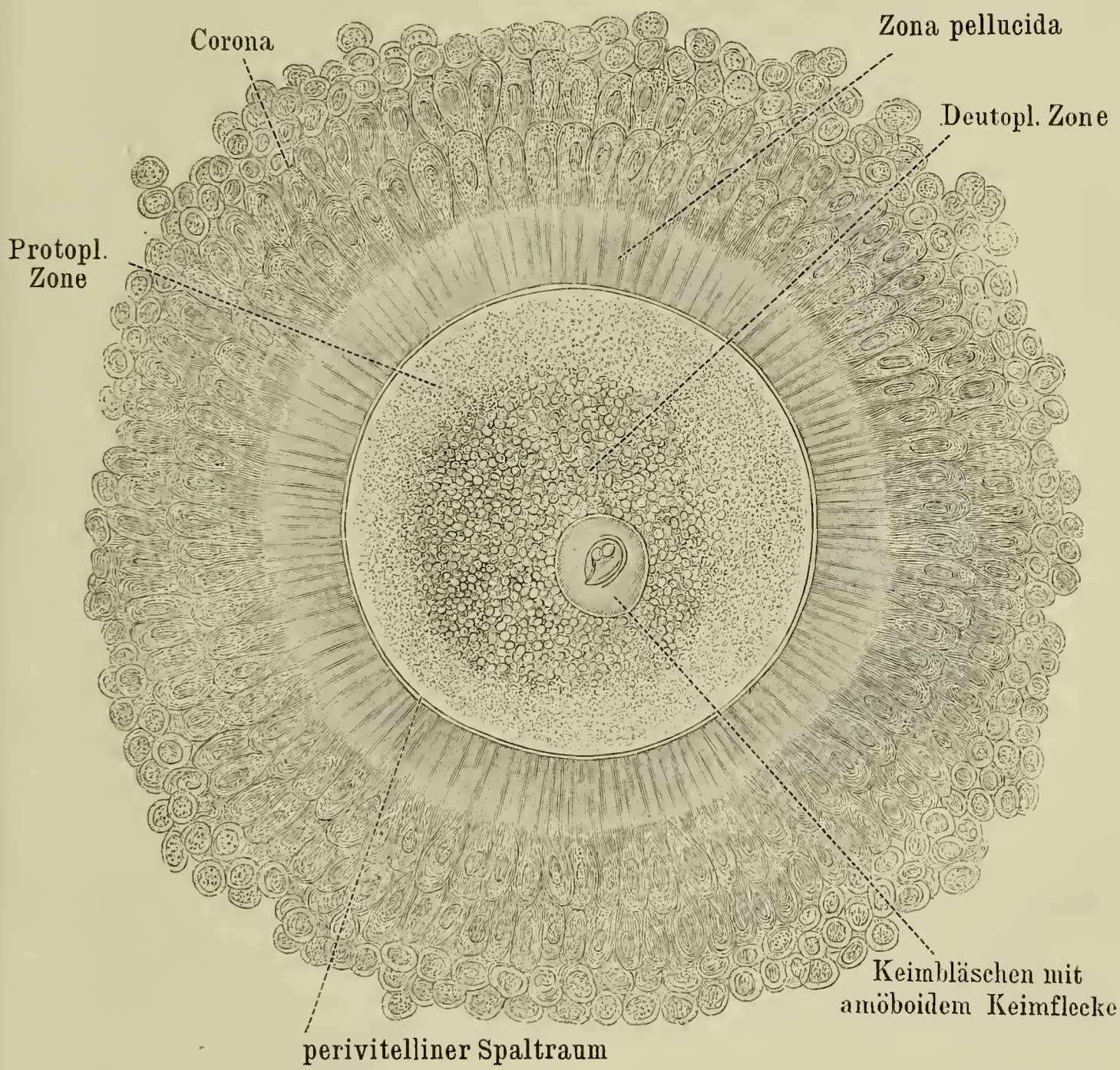
man vor ihrer Pubertät kastriert hatte, kamen die akzessorischen Geschlechtsdrüsen nicht zur Entwicklung (*Steinach*[27]). Kastration oder Durchtrennung der Samenleiter bringt die Prostata zum Schrumpfen (*Casper*[28]). — Die Absonderungsnerven der Prostata sind die Nn. hypogastrici (*Mislawski* u. *Bormann*[29]).

347. Das Ei.

Das Ei und seine Teile.

Das menschliche Ei (*C. E. v. Baer*[30], 1827) (0,22—0,32 *mm*) ist ein kugelförmiges, zellenähnliches Gebilde, an dem man eine dicke, feste,

Fig. 288.



Ein frisches Ei aus einem Eierstocksfollikel von einer 30jährigen Frau (nach *W. Nagel*). Die Seite des Vitellus, wo das Keimbläschen liegt, ist dem Beschauer zugekehrt, man sieht also von oben direkt auf das Keimbläschen, dasselbe liegt auf dem Deutoplasma.

elastische, fein radiär gestreifte Hülle (Oolemma s. Zona pellucida), den protoplasmatischen, körnigen, contractilen Inhalt (Dotter, Vitellus), den darin liegenden, hellen, bläschenförmigen, ein Kerngerüst führenden Kern, 40—50 μ (Keimbläschen, *Purkinje* 1825 beim Hühnerei) mit dem amöboid beweglichen Kernkörperchen, 5—7 μ (Keimfleck, *R. Wagner* 1835) erkennt (vgl. *Nagel*[31]). — Über das chemische Verhalten des Eies vgl. § 143.

Proto- und Deuto-plasma.

Am Dotter unterscheidet man — 1. das Protoplasma und 2. das Deutoplasma (*van Beneden*[32]), welches in Form von Körnern, Schollen, Plättchen, Kugeln, Krystallen usw. in das Protoplasma eingelagert ist. Das Deutoplasma stellt ein Reservematerial dar, welches bei der Entwicklung des Eies als Nährmaterial aufgebraucht wird. Es ist in den Eiern verschiedener Tierarten in sehr verschiedener Menge enthalten (s. pag. 883), das menschliche Ei gehört wie das der Säugetiere zu der Gruppe der alecithalen oder dotterarmen

Zona.

Eier, welche verhältnismäßig nur wenig Deutoplasma enthalten (Fig. 288). Die Zona pellucida (Fig. 288, 289, 290) ist eine vom Follikel erzeugte Cuticularmembran; nach

Dottermembran.

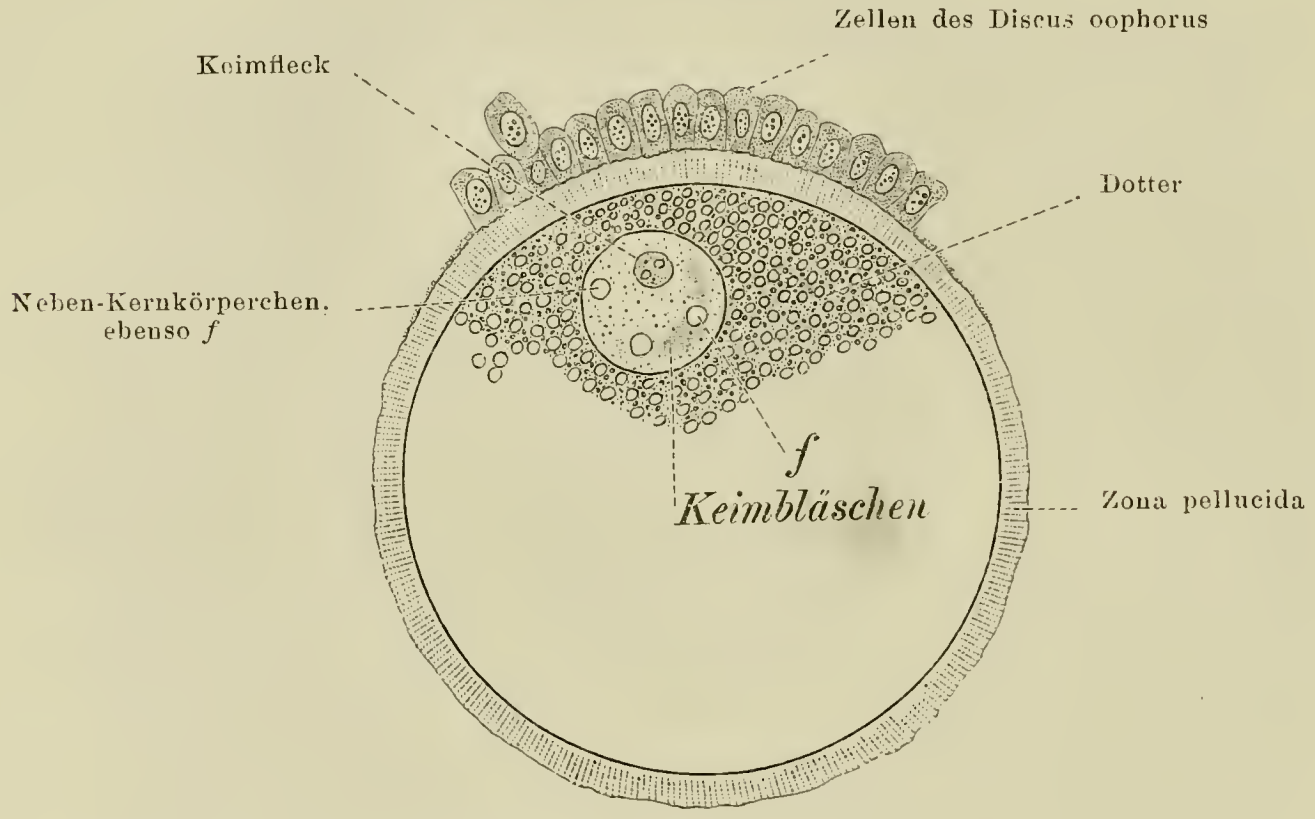
innen von ihr liegt bei manchen Säugern unmittelbar dem Dotter eine sehr zarte Membran an, welche wohl die ursprüngliche Zellenmembran der Eizelle ist (*E. van Beneden*[32]). Zwischen Zona und dem Dotter liegt ein schmaler „perivitelliner Raum“ (Fig. 288). Die feinradiäre Streifung der Zona ist bedingt durch zahlreiche Porenkanälchen, durch welche die anliegenden Granulosazellen Fortsätze hineinsenden. Daher bleiben bei der Entleerung des Eies aus dem Follikel an der Oberfläche der Zona pellucida mehrere Lagen von

Corona radiata.

Granulosazellen haften: Corona radiata.

An den Eiern vieler Tiere wird eine besondere Mikropyle beobachtet (Holothurien, viele Fische, Muscheln u. a.). Außerdem besitzen einige Eier eine Anzahl, auf einem be-

Fig. 289.



Reifes Kaninchenei (nach *Waldeyer*).

Porenkanälchen.

sonderen Terrain der Eihaut stehender Porenkanäle (viele Insekten, z. B. Floh), die teils dem Eindringen der Samenfäden, teils dem respiratorischen Gasaustausche des Eies dienen.

Entwicklung des Eies.

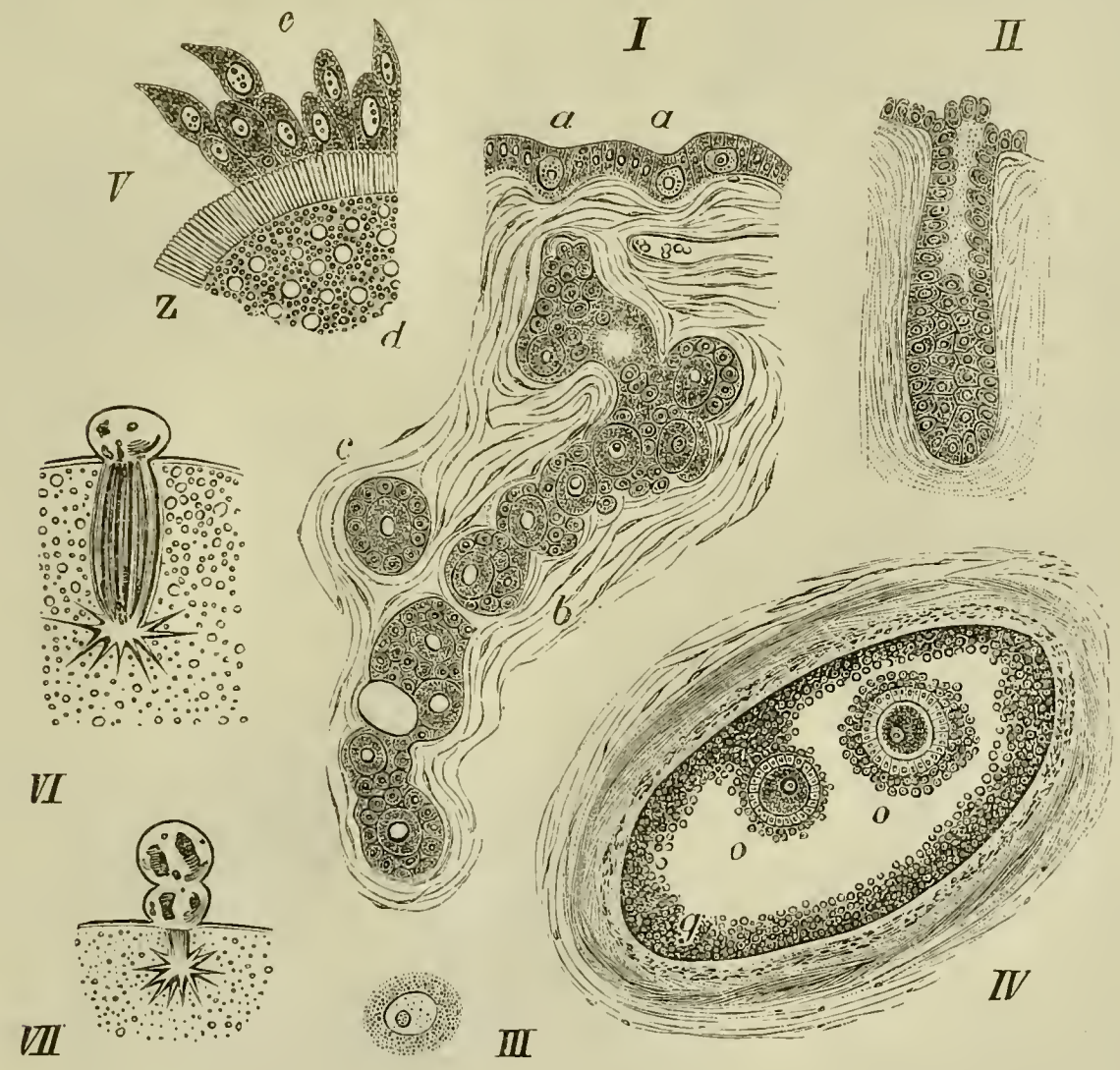
Die Entwicklung der Eier — verläuft in folgender Weise. Die Oberfläche des Ovariums ist mit einem Cylinderepithel, dem sogenannten „Keimepithel“, überzogen, zwischen welchem hier und da runde „Eizellen“ (Fig. 290. *Iaa*) liegen; stellenweise senkt sich die Epithellage in schlauchförmige Vertiefungen der Ovarialoberfläche hinein *(II.)* (*Waldeyer*[33]). Diese Schläuche werden tiefer und tiefer und man beobachtet zugleich im Innern derselben teils einzelne größere, kugelförmige Zellen mit Kernkörperchen, teils wandständige kleinere, zahlreichere Zellen. Jene Schläuche sind die Ovarial- oder Ei-Schläuche (*Pflüger*[34]); die größeren, runden Zellen sind die Ureier oder Ovogonien, die kleineren Zellen sind die Epithelien der Schläuche *(I)*. In der Tiefe der Schläuche überwiegen die Eianlagen, die sich mitotisch teilen. Weiterhin vergehen die offenen Mündungen der Eischläuche und die letzteren werden in einzelne, rundliche Abteilungen durch Hineinwachsen des Ovarialstromas abgeschnürt *(Ic)*. Jede abgeschnürte Abteilung, welche meist ein, mitunter auch zwei Eier *(IVoo)* birgt, wird

zu einem *Graaf*schen Follikel. Diese erweitern sich, nehmen Flüssigkeit auf, ihre wandständigen Zellen werden zum Epithel des Follikels oder zu den Granulosazellen, die an einer besonderen Stelle das Ei umwuchert halten *(IV)*. Diese letzteren Stellen, auch Cumulus oophorus genannt, sind mehrfach geschichtet, spindel- und cylinderförmig, — sie liefern die Zona; nach einigen Forschern soll auch der Dotter zum Teil von diesen Zellen in das Ovulum hinein abgesondert werden, und es sollen sogar einzelne Zellen in das Ei einwandern (*Lindgreen*[35], *H. Virchow*[36]). Die Follikel, anfangs nur 0,03 *mm* groß, erhalten ihre volle Ausbildung erst zur Zeit

Graafsche Follikel.

Cumulus oophorus.

Fig. 290.



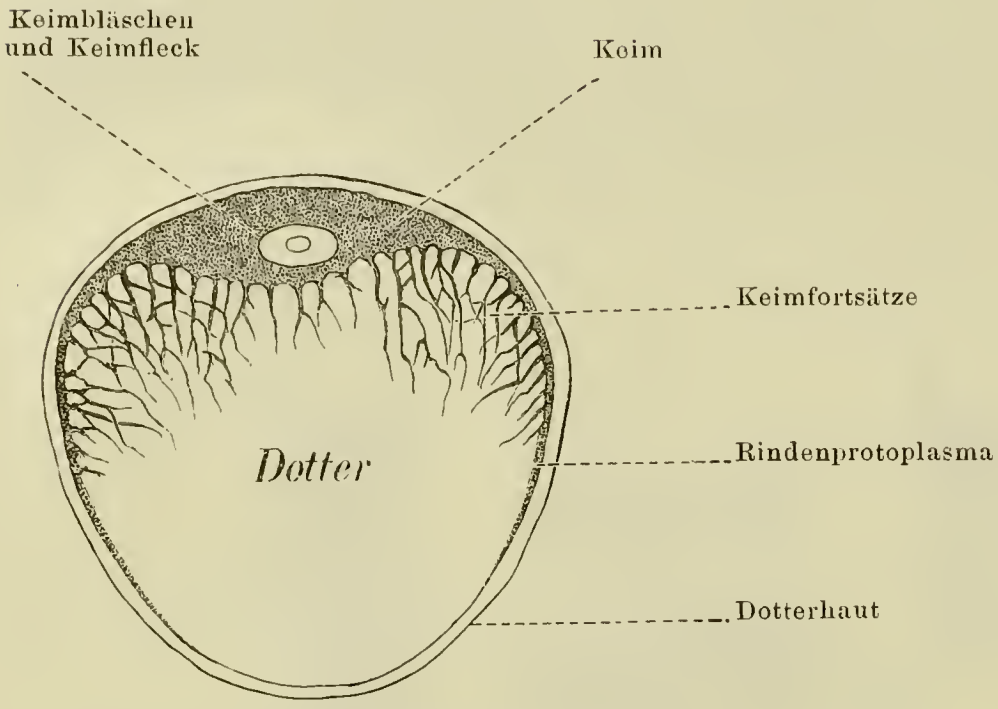
I Langer, in der Follikelbildung begriffener Ovarialschlauch (neugeborenes Mädchen): *a a* Eizellen zwischen den Epithelzellen der Ovarienoberfläche, — *b* der Ovarialschlauch mit Eiern und Epithelzellen, — *c* ein abgeschnürter kleiner Follikel mit Ei. — *II* Offener Ovarialschlauch einer halbjährigen Hündin. — *III* Isoliertes Primordialei des Menschen. — *IV* Älterer Follikel mit 2 Eiern *(o o)* und den Granulosazellen *(g)* (Hund). — *V* Teil der Oberfläche eines reifen Kanincheneies: *z* Zona pellucida, — *d* Dotter, — *e* anhaftende Granulosazellen (nach *Waldeyer*). — *VI* Ausstoßung des ersten Richtungskörperchens. — *VII* Ausstoßung zweier Richtungskörperchen (nach *Fol*).

der Geschlechtsreife. Beim Heranreifen *(IV)* senken sie sich erst tiefer in das Stroma des Ovariums hinein, erweitern sich durch Flüssigkeitsaufnahme (Liquor folliculi), erhalten eine gefäßreiche, selbständiger hervortretende Hülle (Theca folliculi), und ihr Epithel *(IV g)* (Membrana granulosa) vermehrt sich durch Mitose zu einer mehrschichtigen, kleinzelligen Lage. Schließlich tauchen sie aus der Tiefe des Stromas wieder gegen die Oberfläche des Ovariums hervor, erhalten einen Durchmesser bis zu 1,0—1,5 *mm* und sind nun bis zum Bersten reif. Von den *Graaf*schen Follikeln und den in ihnen enthaltenen Eiern erreicht nur ein kleiner Teil seine normale Endentwicklung, die Mehrzahl geht vorher atrophisch zugrunde.

Membrana granulosa.

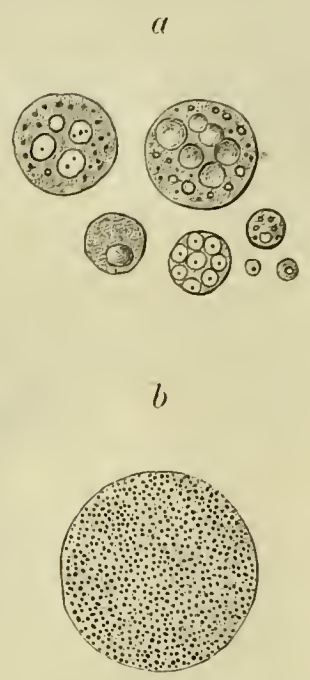
Die Zahl der in beiden Ovarien beim menschlichen Weibe vorhandenen Eianlagen wird auf 35.000 geschätzt. Davon werden nur rund 300 entwickelt und ausgestoßen.

Fig. 291.



Schema des meroblastischen Eies (nach *Waldeyer*).

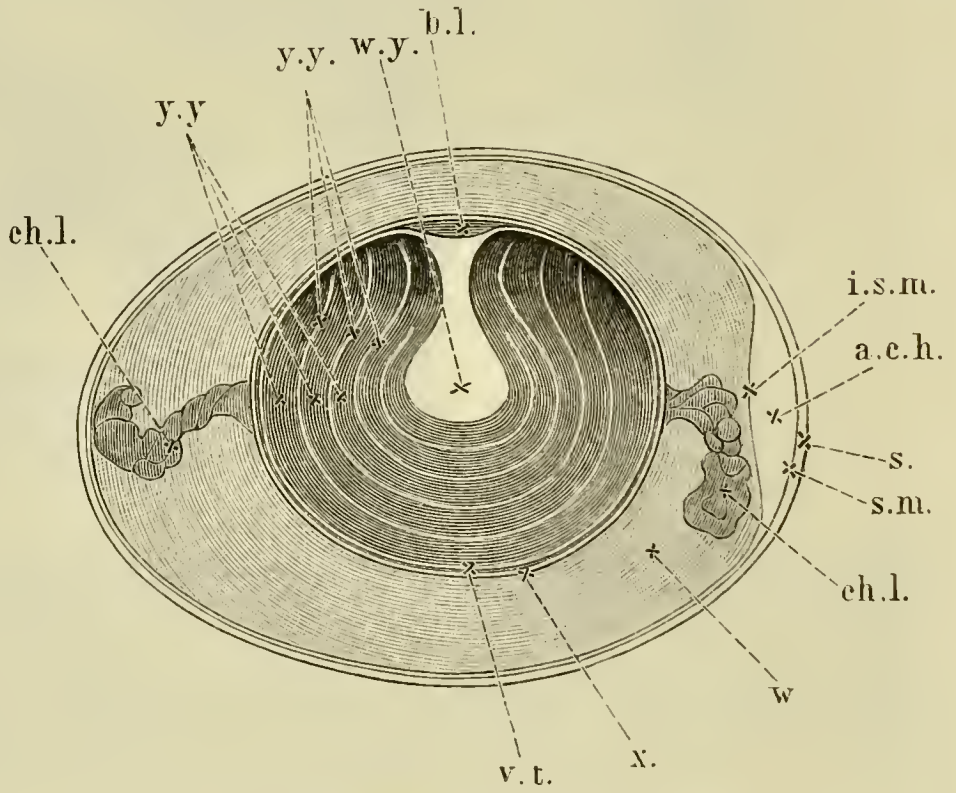
Fig. 292.



a Weiße, *b* gelbe Dotterkugeln.

Ovogonien. Die Ureier oder Ovogonien nehmen durch lebhafte Wachstumsvorgänge an Größe beträchtlich zu, sie erhalten einen großen bläschenförmigen Kern und werden nun als *Ovocyten.* Ovocyten bezeichnet. Diese müssen, um befruchtungs- und entwicklungsfähig zu werden, noch einen Reifeprozeß durchmachen, *Reifung der Eier.* der im Prinzip ganz so wie bei der Entwicklung der Spermatozoen (pag. 878) verläuft: durch zwei unmittelbar, ohne Ruhestadium aufeinander folgende Zellteilungen wird die Masse des Chromatins und die Zahl der Chromosomen des Kerns auf die Hälfte reduziert. Diese Reifungsvorgänge führen beim Ei zur Bildung und Ausstoßung der sog. Richtungskörperchen; sie spielen sich häufig erst ab, nachdem schon das Spermatozoon in das Ei eingedrungen ist (vgl. pag. 891).

Fig. 293.



Schematischer Längsschnitt eines Hühnereies.

b. l. Keimschicht (Cicatricula). — *w. y.* Latebra, mit weißem Dotter gefüllt. — *y. y. y. y.* Anzahl von Schichten gelben Dotters, welche konzentrisch die Latebra umgeben. — *x.* Dotterhaut. — *v. t.* weiße Dotterrinde (Rindenprotoplasma). — *w.* in Schichten umlagernde Eiweißmasse. — *ch. l.* Chalazen (Hagelschnüre). — *a. c. h.* Luftkammer am stumpfen Pole des Eies. — *i. s. m.* innere und *s. m.* äußere Lamelle der Schalenhaut (Membrana testacea). — *s.* Kalkschale (Testa).

Holoblastische und meroblastische Eier.

Unter den Eiern der Tiere unterscheidet man nach dem Verhältnis des Deutoplasmas zum Protoplasma (vgl. pag. 880) drei Arten: — 1. Eier, die nur sehr wenig Deutoplasma enthalten; das Deutoplasma ist ziemlich gleichmäßig im Protoplasma verteilt: alecithale oder besser, da ein vollständiges Fehlen des Deutoplasmas nicht vorkommt, isolecithale oder dotterarme Eier (Säugetiere, Mensch). — 2. Eier, in denen sich an bestimmten Stellen hauptsächlich das Protoplasma, an anderen das reichlich vorhandene Deutoplasma angesammelt hat; die Entwicklungsvorgänge beschränken sich auf den protoplasmareicheren Teil, der deshalb Bildungsdotter heißt, gegenüber dem protoplasmaärmeren, deutoplasmareicheren Teil, dem Nahrungsdotter. Sammelt sich Bildungsdotter und Nahrungsdotter an zwei gegenüberliegenden Polen des Eies an: animaler Pol, nach oben gerichtet, Bildungsdotter, und vegetativer Pol, nach unten gerichtet, Nahrungsdotter, so spricht man von polar differenzierten oder telolecithalen Eiern (Vögel, Reptilien, Knochenfische). — 3. Ist endlich der Nahrungsdotter in der Mitte des Eies gelegen, während der Bildungsdotter ihn an der ganzen Oberfläche umgibt, so haben wir centrolecithale Eier (Arthropoden).

Die einzelnen Teile des Vogeleies. Bildungsdotter.

Im Vogelei ist nur die kleine, weiße, auf der Mitte der Oberfläche der Dotterkugel liegende, runde, protoplasmatische Keimscheibe (Hahnentritt, Cicatricula), 2,5—3,5 *mm* breit und 0,28—0,37 *mm* dick, der Bildungsdotter. In ihm liegt das Keimbläschen (*Purkinje* 1825) und der Keimfleck (Fig. 291). Der ganze übrige Teil des Dotters im Vogelei ist der Nahrungsdotter. Man unterscheidet diesen wieder als weißen und gelben Nahrungsdotter. Der weiße Nahrungsdotter mit den charakteristischen weißen Dotterelementen (Fig. 292 *a*) findet sich in etwas größerer Menge unterhalb der Keimscheibe, von hier aus setzt sich eine flaschenförmige, weiße Dottermasse bis in das Centrum des Dotters fort (*Purkinjes* Latebra) (Fig. 293), und eine äußerst dünne Rinde umgibt den Dotter (weiße Dotterrinde, oder das Rindenprotoplasma). Der gelbe Nahrungsdotter ist in zahlreichen Schalen um die Latebra herumgelagert; er besteht aus weichen, gelben, 23—100 μ großen, kernlosen, gegeneinander oft leicht polyedrisch abgeflachten, zelligen Gebilden (Fig. 292 *b*). Diese sind aus einer proliferierenden Wucherung der Granulosazellen des *Graaf*schen Follikels entstanden, welche auch zuletzt noch die körnigfaserige, doppeltschichtige Dotterhaut (Fig. 291) abscheiden. Ist die Dotterkugel im Vogelovarium fertiggebildet, so zerreißt die Hülle des *Graaf*schen Follikels, und die Dotterkugel geht rotierend durch den Oviduct, dessen wie Züge des Gewehrlaufes gerichtete Schleimhautfalten stets eine bestimmte Rotation bedingen. Zahlreiche Drüsen des Oviducts sondern das Eiweiß ab, das sich also um den Dotter schichtenweise herumwickelt, wobei sich am vorderen und hinteren Pole die Chalazen aufrollen. — Die Fasern der Membrana testacea sind secernierte, spontan geronnene, spiralig um das Eiweiß gewundene, keratinartige Fäden (*Lindwall*[37]), um welche ein aus Eiweiß und Kalk gemischter, sehr poröser Mörtel (Testa) im unteren Teile des Oviductes abgelagert wird. Die Kalkschale beteiligt sich am Stoffumsatz im Innern während der Entwicklung des Embryos, besonders Calcium wird aus der Eischale aufgenommen (*Tangl*[38]).

Nahrungsdotter.

Dotterhaut.

Eiweiß.

Eischale.

348. Pubertät. Innere Sekretion der Geschlechtsdrüsen.

Pubertätszeit.

Die Zeit, in welcher der Mensch beginnt, geschlechtsreif zu werden, wird die Pubertätszeit genannt: für das weibliche Geschlecht liegt dieselbe im 13.—15., für das männliche im 14.—16. Jahre. In heißen Klimaten werden die Mädchen wohl schon im 8. Jahre geschlechtsreif. Gegen das 45.—50. Jahr erlischt die Geschlechtsproduktion des Weibes (Anni climacterici, Klimakterium, Involutio), während beim Manne die Produktion von Samen noch bis in das höchste Alter beobachtet wird. Von der Pubertätszeit an erwacht der Geschlechtstrieb und es werden die Geschlechtszellen ausgestoßen.

Mit dem Eintritt der Geschlechtsreife beginnen nun auch im übrigen Körper charakteristische Veränderungen aufzutreten. Sie betreffen zunächst die inneren und äußeren Geschlechtsorgane. Diese nebst ihren akzessorischen Gebilden vergrößern sich und werden blutreicher, das Becken des Weibes wird charakteristisch weiblich, beim Manne und Weibe sprossen die Schamhaare hervor, beim Weibe beginnt die menstruelle Blutung aufzutreten. Aber auch an einer Reihe anderer Organe treten zur Zeit der

Sekundäre Geschlechtscharaktere.

Geschlechtsreife Besonderheiten auf, die man unter dem Namen der sekundären Geschlechtscharaktere zusammenfaßt. Beim Weibe erlangen Brustdrüsen und Brustwarzen ihre normale Ausbildung, beim Manne wächst der Bart, bei beiden Geschlechtern die Achselhaare, der Kehlkopf des Knaben wächst bedeutend in sagittaler Richtung, die Stimmbänder werden länger und dicker, so daß die Stimme mindestens 1 Oktave tiefer wird (die Stimme „bricht"), die ganze Gestalt und das Antlitz erhalten die dem Geschlechte eigenartige Formung, auch die geistige Richtung bekommt ein charakteristisches Gepräge.

Im Tierreiche finden sich sekundäre Geschlechtscharaktere sehr zahlreich und in den verschiedenartigsten Formen, dazu gehören z. B. die Bartlappen, Kämme, Sporen der Hähne, charakteristisches Federkleid, Geweihe usw.

Kastration.

Umgekehrt hat das Aufhören der Funktionsfähigkeit, resp. die künstliche Entfernung der Keimdrüsen die Rückbildung mancher geschlechtlicher Eigentümlichkeiten zur Folge. Beim Weibe erlischt die Menstruation mit dem Aufhören der Produktion von Eiern im Ovarium resp. mit der künstlichen Entfernung der Ovarien und es tritt eine gewisse Rückbildung der Geschlechtsorgane ein; beim Manne hat die künstliche Entfernung der Hoden die Entwicklung der charakteristischen Erscheinung des Kastraten[39] zur Folge.

Man erklärte früher den Einfluß, den die Entwicklung der Keimdrüsen bei Mann und Weib sowohl auf die übrigen Geschlechtsorgane wie auf den ganzen Körper ausübt, als eine nervöse Wirkung, ohne jedoch näher die Art oder die Bahn der nervösen Beeinflussung angeben zu können. In neuerer Zeit hat sich dagegen mehr und mehr die Anschauung Bahn gebrochen, daß es sich hier um eine chemische Beeinflussung nach dem Typus der inneren Sekretion (§ 192) handelt. Danach sollen also die Keimdrüsen einerseits nach außen die Geschlechtsprodukte abgeben, andrerseits aber daneben durch ihren Stoffwechsel noch wirksame chemische Substanzen, Hormone, produzieren, die in das Blut übertreten und, mit diesem dem ganzen Körper zugeführt, hier die charakteristischen Wirkungen bedingen (vgl. *Loewy*[40]). Diese Auffassung ist heute durch eine große Zahl von Versuchen als zutreffend erwiesen.

Innere Sekretion der Geschlechtsdrüsen.

Werden bei jungen Meerschweinchen die Ovarien von ihrem normalen Sitz entfernt und an einer anderen Stelle des Körpers implantiert, so entwickeln sich die äußeren Genitalien, Brustdrüsen und Brustwarzen in normaler Weise, während sie unentwickelt bleiben, wenn die Ovarien ganz entfernt werden (*Halban*[41]). Werden bei erwachsenen Tieren die Ovarien entfernt, so tritt Rückbildung des Uterus ein, nicht jedoch, wenn die Ovarien an einer anderen Stelle des Körpers eingeheilt werden (*Knauer*[42], *Grigorieff*[43], *Ribbert*[44]). Durch subcutane Injektion von Ovarienextrakten kann dagegen die Uterusatrophie nicht hintangehalten werden (*Jentzer* u. *Beuthner*[45]). Bei Affen beobachtete *Halban*[41] nach Verpflanzung der exstirpierten Ovarien an eine andere Stelle des Körpers Fortbestehen der Menstruation, sie blieb jedoch aus, als später die verpflanzten Ovarien weggenommen wurden. *Foges*[46] exstirpierte Hähnen die Hoden und heilte sie an anderer Stelle ein; die Tiere hatten zwar nicht den vollständigen Charakter von Hähnen, aber unterschieden sich doch merklich von Kapaunen, sie nahmen eine Mittelstellung zwischen beiden ein. Ähnliche Wirkungen hat *Loewy*[40] bei Kapaunen durch Verfütterung von Hodensubstanz erhalten. *Nussbaum*[47] fand, daß bei doppelt kastrierten Fröschen während der Brunstzeit die Drüsen des Daumenballens und der Flexor und Extensor carpi radialis nicht, wie beim unversehrten Frosch, hypertrophieren, sondern klein bleiben; wird aber einem doppelseitig kastrierten Frosch ein Stück Hoden eines anderen Frosches in einen der Hautlymphsäcke eingebracht, so tritt die Hypertrophie ein. *Steinach*[48] transplantierte mit Erfolg bei jungen Ratten die isolierten Hoden an die Innenfläche der seitlichen Bauchmuskulatur: die Tiere entwickelten sich danach im Gegensatz zu den Tieren, denen die Hoden einfach entfernt waren, körperlich wie psychisch zu voller Männlichkeit. Es gelang *Steinach* ferner, bei kastrierten männlichen Meerschweinchen und Ratten Ovarien zu implantieren und zum Einheilen zu bringen:

die Ovarien übten einen hemmenden Einfluß auf die Entwicklung der männlichen Geschlechtscharaktere, regten dagegen die indifferenten Anlagen der Männchen zur Entwicklung zu typischen weiblichen Organen an, ebenso wurde der psychische Geschlechtscharakter zu einem weiblichen umgewandelt.

Beziehungen zwischen Geschlechtsdrüsen und Knochenwachstum beobachtete *Sellheim*[49]. Das auffallende Längenwachstum der Kastraten beruht nach *Lannois* u. *Roy*[50] auf dem Ausbleiben der Verknöcherung der Epiphysenknorpel.

Loewy u. *Richter*[51] fanden, daß bei männlichen und weiblichen Tieren nach der Kastration eine Verminderung des Stoffwechsels um 14—20 % eintrat, gemessen durch den Sauerstoffverbrauch und die Kohlensäureausscheidung. Durch Zufuhr von Ovarien- oder Hodensubstanz konnte der gesunkene Stoffwechsel wieder gehoben, sogar über die Norm erhöht werden; Ovarialsubstanz wirkte dabei auf weibliche und männliche Tiere, Hodensubstanz nur beim männlichen. *Lüthje*[52] fand dagegen keinen Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf den Stoffwechsel.

Produktion der Hormone.

Über die Natur der von den Geschlechtsdrüsen produzierten Hormone ist allerdings zur Zeit so gut wie nichts bekannt. Dagegen liegen Beobachtungen vor, die es ermöglichen, einen Schluß zu ziehen auf die histologischen Elemente der Geschlechtsdrüsen, die die Produktion der spezifischen Hormone zur Aufgabe haben. Für die männliche Geschlechtsdrüse ist es sehr wahrscheinlich, daß die innere Sekretion hier nicht von den bei der Bildung der Spermatozoen beteiligten Elementen bewirkt wird, sondern von den im interstitiellen Hodengewebe vorhandenen sog. interstitiellen oder *Leydig*schen Zwischenzellen ausgeht. *Bouin* u. *Ancel*[53] bezeichnen dieses Gewebe direkt als interstitielle Drüse des Testikels und schreiben dieser Drüse die innere Sekretion des spezifischen Hormons zu.

in der männlichen Geschlechtsdrüse,

Bei Kryptorchismus (Zurückbleiben der Hoden in der Bauchhöhle, vgl. pag. 925) sind in den meisten Fällen die Samenkanälchen mangelhaft ausgebildet, daher fehlt die Spermatogenese vollständig, es besteht Sterilität. Dagegen sind die interstitiellen Zellen normal entwickelt und dementsprechend alle männlichen Sexualcharaktere vorhanden. Die Unterbindung des Ductus deferens bewirkt Degeneration der die Spermatozoen liefernden Elemente bei Erhaltenbleiben der interstitiellen Zellen; im Gegensatz zur Kastration tritt nach diesem Eingriff keine Änderung des Geschlechtscharakters ein. Durch Bestrahlung mit Röntgenstrahlen werden die Samenbildner zerstört, während das interstitielle Gewebe keine Schädigung erleidet; *Tandler* u. *Gross*[54] zeigten bei Rehböcken, daß nach Röntgenbestrahlung das Geweih erhalten bleibt, während es nach Kastration verloren geht.

in der weiblichen Geschlechtsdrüse.

Für die weibliche Geschlechtsdrüse ist die Frage nach der Art der innersekretorischen Elemente zur Zeit noch nicht entschieden; es sind dafür der Follikelapparat, das Corpus luteum (pag. 886) und das interstitielle Gewebe des Ovariums in Anspruch genommen worden. Nach *L. Loeb*[55] kommt dem Corpus luteum eine Rolle bei der Bildung der Deciduа und der Placenta zu.

349. Ovulation und Menstruation.

Äußere Zeichen der Menstruation.

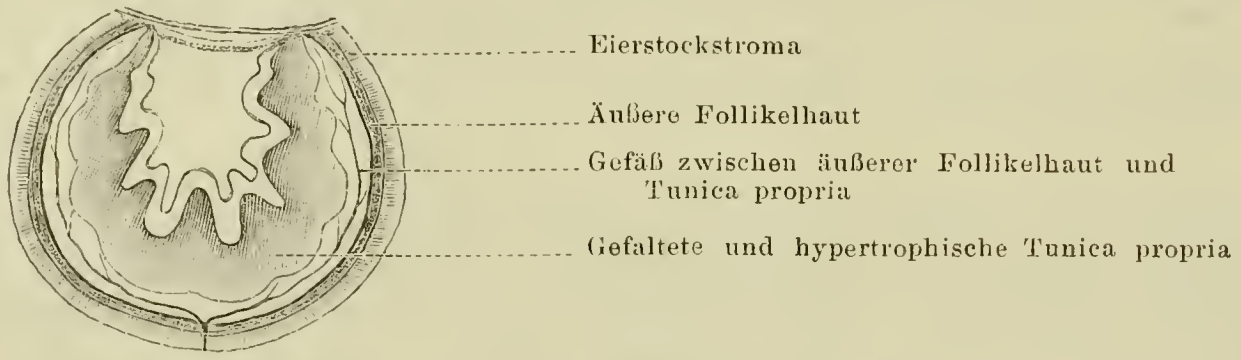
In regelmäßigen Zeitabständen von 27—28 Tagen kommt es beim geschlechtsreifen Weibe zur Berstung eines oder mehrerer gereifter *Graaf*scher Follikel: Ovulation, unter gleichzeitiger blutiger Ausscheidung aus den äußeren Geschlechtsteilen: Menstruation (Menses, Katamenien, Regel, Periode, monatliche Reinigung). Bei Säugern nennt man den analogen Vorgang Brunst; namentlich kommt es bei Fleischfressern, Pferden und Kühen zu blutigem Abgang aus den Geschlechtsteilen *(Aristoteles)*, die Affen der alten Welt haben eine ausgeprägte menstruale Blutung.

Die Ausstoßung des Eies.

Bei der Ovulation wird das Ovarium erheblich blutreicher, der reifste Follikel füllt sich praller, ragt über die Oberfläche hervor und

zerberstet schließlich unter blutiger Zerreißung seiner Hülle und des Ovarialüberzuges. Zugleich legt sich der durch pralle Gefäßfüllung gleichsam erigierte Tubentrichter so an das Ovarium, daß das mit dem Follikelsaft und umgebenden Granulosazellen herausgeschwemmte Ei, entlang der Fimbria ovarica, in die Tube hineingelangen kann. Die nach dem Uterus hin wimpernden Zellen der Tube und der Fimbrien bewirken eine Strömung

Fig. 294.



Frisches Corpus luteum (nach *Balbiani*).

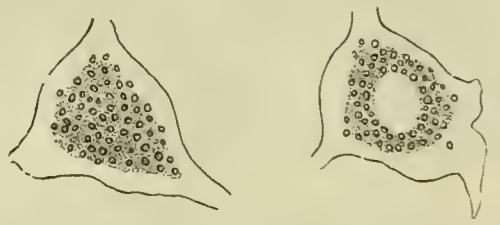
der das Ovarium benetzenden Flüssigkeit, welche das Ei mit in den Trichter der Tube hineinschwemmt (*Lode*[56]).

Beim Bersten des Follikels löst sich zuerst der Cumulus oophorus von der Wand desselben ab, die oberflächlichste Stelle des Follikels, Stigma genannt, verdünnt sich, die Gefäße obliterieren und das Gewebe atrophiert hier, so daß der Follikel an dieser Stelle bei zunehmendem Drucke platzen muß.

Corpus luteum.

Bildung des Corpus luteum. — Der seines Inhaltes entleerte Follikel collabiert; in seinem Innern ist die Auskleidung der Granulosazellen und ein kleiner Bluterguß, welcher alsbald gerinnt, zurückgeblieben. Die kleine Rißwunde vernarbt zunächst, nachdem das Serum resorbiert ist. Nun schwillt die gefäßreicher gewordene Wand des Follikels unter mitotischer Teilung der Zellen der inneren Thekawand (*Sobotta*[57]) an und treibt nach innen zottenartige Granulationen junger Bindesubstanz (Fig. 296), reich an Capillaren und Zellen. Leukocyten wandern in den Raum hinein. Neu bilden sich durch Wucherung in der inneren Bindegewebsschicht der Follikelwand die Luteinzellen (Fig. 295). Nach innen von den Luteinzellen entsteht weiterhin noch eine Bindegewebsschicht. Die Luteinzellen degenerieren später (*Clark*[58]), und es bleibt ein narbig geschrumpftes „Corpus albicans“ zurück. Die Kapsel geht mehr und mehr allmählich in das Ovarialstroma über. — War nach der Menstruation keine Schwangerschaft eingetreten, so erfolgt alsbald Resorption des gebildeten Fettes und die Bildung eines früher für Hämatoidin gehaltenen, jedoch sich als Lutein oder Lipochrom erweisenden krystallisierenden Körpers und von anderen Pigmentderivaten unter gleichmäßiger Verschrumpfung des gelben Körpers innerhalb 4 Wochen bis auf einen winzigen Rest. Man nennt diese gelben Körper ohne erfolgte Gravidität Corpora lutea spuria. Ist jedoch Gravidität eingetreten, so ist die Größe entsprechend der bedeutend gesteigerten Bildungsvorgänge eine sehr erhebliche (zumal im 3. und 4. Monat), die Wand ist dicker, die Farbe gesättigter, so daß der Körper noch zur Zeit der Geburt gegen 6—10 *mm* mißt und in seinen Resten noch nach Jahren erkennbar bleibt. Der gelbe Körper nach einer Schwangerschaft heißt Corpus luteum verum (Fig. 296).

Fig. 295.



Luteinzellen aus dem Corpus luteum der Kuh (nach *His*).

Corpus luteum spurium.

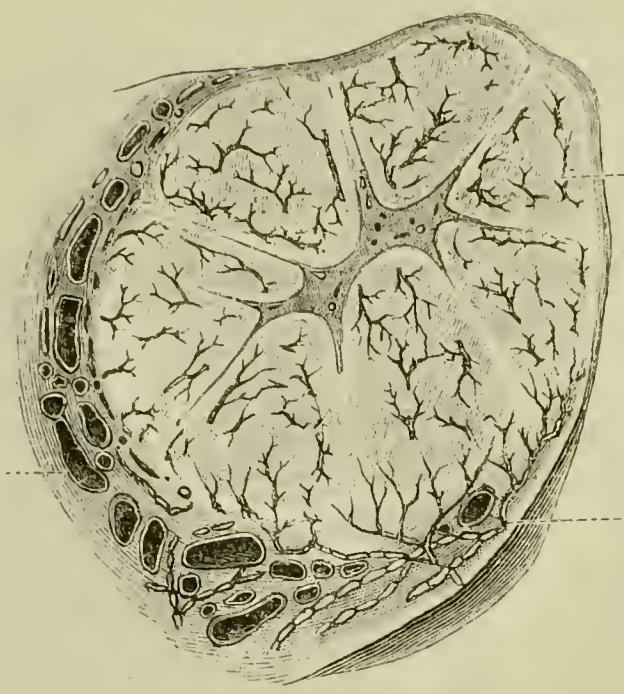
Corpus luteum verum.

Überwanderung des Eies.

Ausnahmsweise kann aus dem geplatzten Follikel eines Ovariums das Ei in die Tube der anderen Seite eintreten, wie die Fälle von Tubenschwangerschaft und von Gravidität innerhalb eines, abnormerweise vorhandenen, rudimentären Uterushornes beweisen, bei denen man das Corpus luteum verum im Ovarium der anderen Seite angetroffen hat („äußere Überwanderung“). — Bei Tieren können auch Ovula durch den doppelten Muttermund wandern: durch den einen hinaus und durch den anderen in das andere Uterushorn wieder herein („innere Überwanderung“).

Die Menstruation ist eine Blutung aus der Uterinschleimhaut. Das Flimmerepithel der geröteten, stark geschwellten und gelockerten, weichen, *Die Blutung aus der Uterinschleimhaut.*

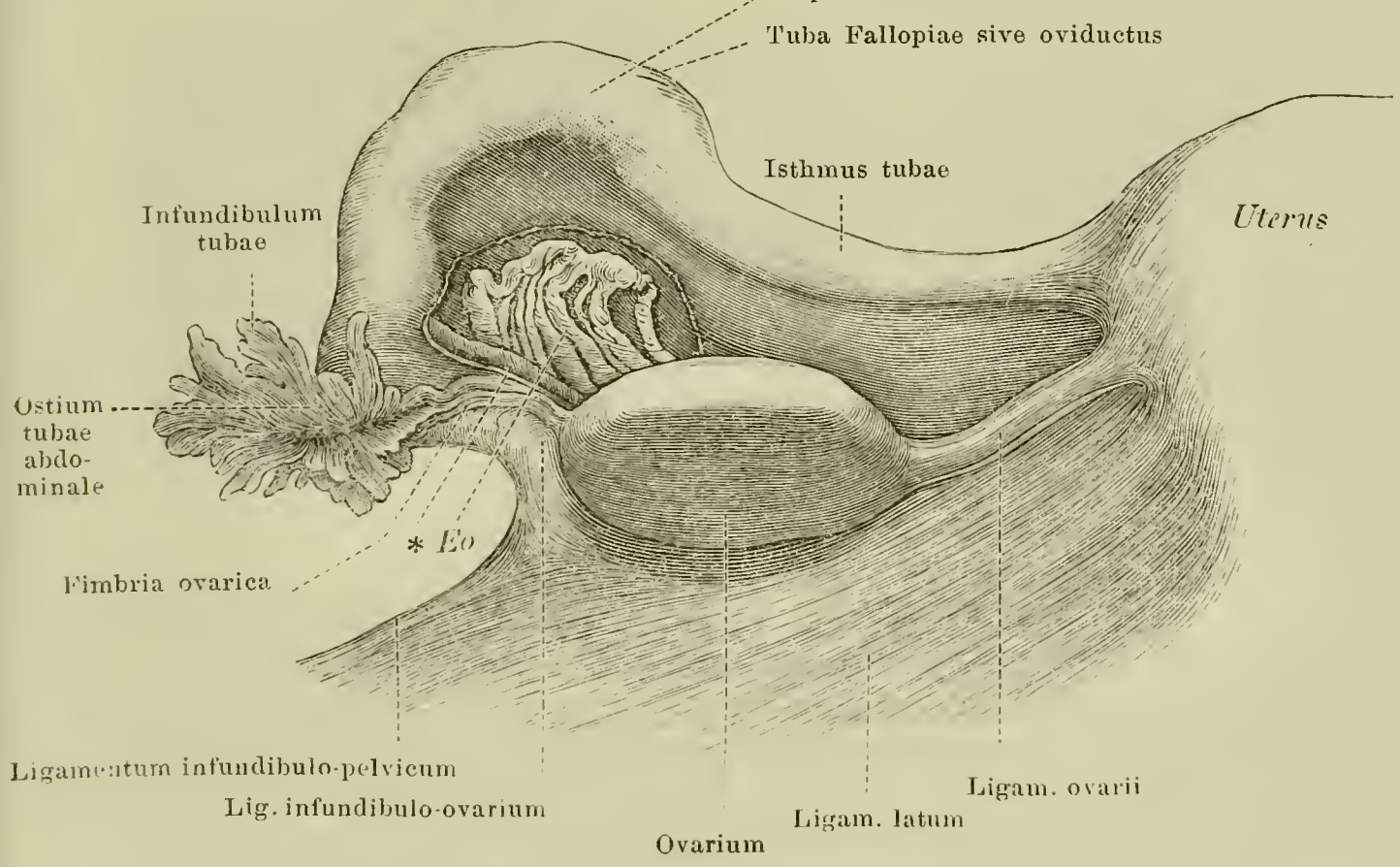
Fig. 296.



Corpus luteum der Kuh. $1^1/_2$mal vergrößert (nach *His*).

3—6 *mm* dicken Schleimhaut wird abgestoßen. Die Mündungen der zahlreichen, gewundenen Drüsen der Uterusschleimhaut sind deutlich, aber ihre

Fig. 297.



* Dem Rande des Ovariums folgender Gefäßzweig. *Eo* Epoophoron, durch Abtrennung eines Teiles der hinteren Platte des Lig. latum freigelegt (nach *Henle*).

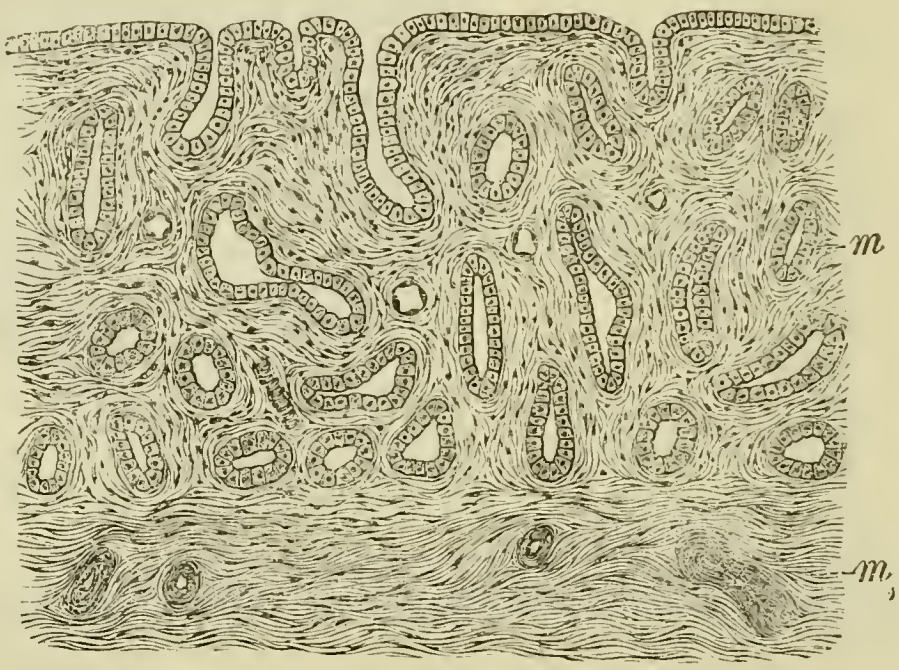
Zellen zeigen fettige Entartung, ebenso das intraglanduläre Gewebe an den Zellen und an den Blutgefäßen. Diese fettige Degeneration und die Abstoßung der entarteten Gewebe nach erfolgtem Zerfalle findet sich jedoch nur in den oberflächlichen Schichten der Mucosa, deren zerrissene Gefäße

die Blutung liefern. Die tieferen Schleimhautlagen erhalten sich intakt und von ihnen aus erfolgt nach dem Verlaufe der Menses die Regeneration der gesamten Mucosa.

Der Ausfluß ist erst schleimig, dann blutig und währt 3—4 Tage (selten 1 Tag bis gegen 2 Wochen); das Blut hat den Charakter des venösen und zeigt, falls reichliche alkalische Genitalsekrete beigemischt sind, eine geringere Tendenz zur Gerinnung, die jedoch bei lebhafter Blutung selbst in Klumpen erfolgen kann. Die Menge des entleerten Blutes beträgt 100—200 *g*, nach *Hoppe-Seyler*[59] nur 30—50 *g*. Nach dem Verlaufe der eigentlichen Blutung folgt noch ein mäßiger Schleimabgang; danach ist der sexuelle Trieb meist gesteigert.

Nach der Menstruation findet die Erneuerung der Schleimhautepithelien durch indirekte Teilung statt, namentlich vom 16. bis 18. Tage nach dem Beginn der Menstruation; vom 18.—19. Tage beginnt dann schon wieder die prämenstruale Schwellung der Schleimhaut.

Fig. 298.

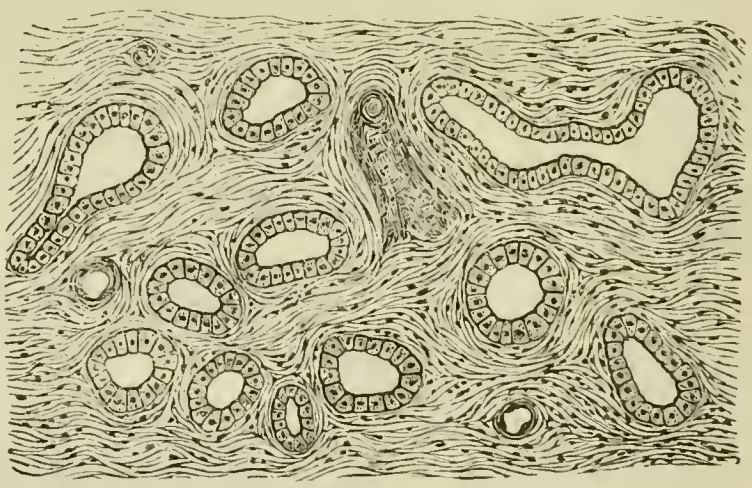


Dickendurchschnitt durch die normale Uterinschleimhaut m nebst einem Teile der anliegenden Muskelschicht m_1.

Beziehungen zwischen Ovulation und Menstruation.

Die Menstruation steht in Abhängigkeit von der Tätigkeit des Ovariums: sie tritt zum ersten Male ein bei Beginn der Geschlechtsreife (§ 348), wenn Eier aus dem Ovarium auszutreten beginnen, und sie verschwindet gegen das 45. bis 50. Lebensjahr, wenn die Produktion von Geschlechtszellen beim Weibe erlischt. Werden vor dieser Zeit die Ovarien entfernt, so tritt keine Menstruation mehr ein. Nach den Untersuchungen von *Leopold* u. *Mironoff*[60] erfolgen zwar gewöhnlich Menstruation und Ovulation gleichzeitig, es kann aber auch eine Menstruation ohne Ovulation verlaufen. Danach kann also die Ausstoßung des Eies aus dem Ovarium nicht das auslösende Moment für den Eintritt der Menstruation sein. Das Ovarium bedingt die Menstruation durch eine innere Sekretion (vgl. § 348, die Versuche von *Halban*[41]); es ist aber nicht sicher nachgewiesen, welches Gewebe des Ovariums dabei das wirksame Hormon produziert.

Fig. 299.



Flächenschnitt der normalen Uterusschleimhaut (nach *Orthmann*).

Die geschwellte, blutreiche Schleimhaut des Uterus, die Membrana decidua menstrualis, ist in dieser ihrer Verfassung befähigt, das Ei, falls es befruchtet ist, aufzunehmen und weiter zu ernähren. Ist das Ei dagegen nicht befruchtet worden, so daß es nach seinem Durchtritt durch den Geschlechtskanal verloren geht, so erfolgt nunmehr der Zerfall der Schleimhaut unter Blutung. Es ist danach also die Blutung der

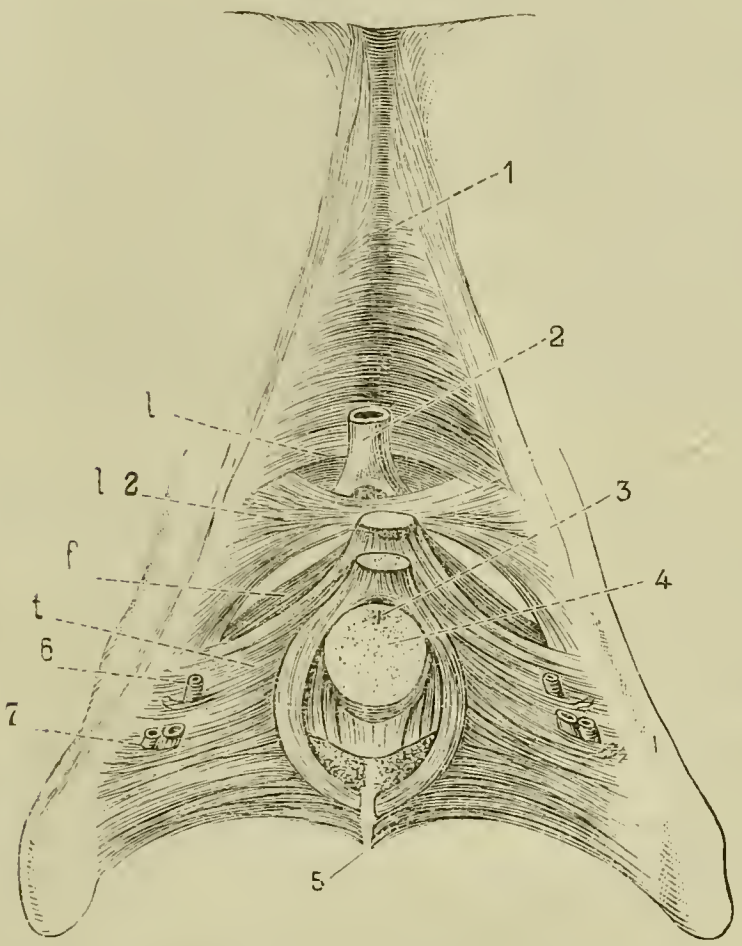
Uterinschleimhaut ein Zeichen des Nichteintretens der Schwangerschaft; die Schleimhaut zerfällt, weil sie für diesmal nicht verwendet werden konnte.

350. Erektion.

Wesen der Erektion.

Das Wesen der Erektion besteht in einer starken Füllung der Blutgefäße des Penis, wobei sich eine 4—5fache Volumsvergrößerung, höhere Temperatur, Steigerung des Blutdruckes in den Penisgefäßen bis zu $^1/_6$ des Carotisdruckes (*Eckhard*[61]) unter anfänglicher pulsatorischer Bewegung, vermehrte Konsistenz und die Richtung mit Ausbildung der Scheidenkrümmung am Dorsum penis zeigt.

Fig. 300.



Vordere Beckenwand mit dem Diaphragma urogenitale [von vorn (außen) gesehen] nach *Henle*. Das Corpus cavernosum urethrae *4* mit der Harnröhre *3* ist unter der Austrittsstelle aus dem Becken durchschnitten. — *1* Symphysis ossium pubis. — *2* Vena dorsalis penis. — *5* Teil vom Musc. bulbo-cavernosus, vom Septum perineale hervorkommend. — *t* Musc. transversus perinei profundus nebst seiner Fascie *f*. — *6* Vena profunda penis. — *7* Art. et vena bulbocavernosa.

Einleitender Vorgang.

Der einleitende Vorgang besteht in einer bedeutenden Vermehrung des arteriellen Blutzuflusses, wobei die Arterien sich erweitern und stärker pulsieren; — er wird beherrscht von den Nervi erigentes (*Eckhard*[61], 1863), die als Vasodilatatoren wirken. Sie entspringen hauptsächlich aus dem 2. (seltener 3.) Sacralnerven (Hund) und tragen in ihrem Verlaufe Ganglienzellen (*Lovén*[62]). Diese Nerven können reflektorisch erregt werden durch Reizung der sensiblen Penisnerven, wobei die Übertragung der Erregung im Erektionscentrum des Rückenmarks stattfindet (vgl. § 277, 4). So können auch durch willkürliche Bewegungen am Genitalapparate bewirkte Gefühlserregungen (durch die Mm. ischio- und bulbo-cavernosi und die Cremasteren) diesen Reflex auslösen; selbst die Vorstellung von Gefühlserregungen am Penis ist hierzu geeignet.

Nervi erigentes.

Erektionscentrum.

Das Erektionscentrum liegt im Rückenmark (§ 277, 4), ist aber dem dominierenden Vasodilatatorencentrum der Oblongata (§ 285) untergeordnet, von welchem aus abwärts durch das Rückenmark Verbindungsfasern zu ihm hinziehen. Daher hat auch eine Reizung des Rückenmarks Erektion zur Folge, z. B. durch mechanische Reizung oder durch Erstickungsblut oder Muscarin (pathologisch auch bei Rückenmarksreizungen).

Einfluß des Großhirns.

Auf das Gebiet der genitalen Vasodilatatoren hat endlich auch die psychische Tätigkeit des Großhirns einen Einfluß. Die Lenkung der Vorstellung auf die Geschlechtssphäre hat eine Einwirkung auf die Nn. erigentes zur Folge. Von der Hirnrinde werden wahrscheinlich die Fasern durch die Pedunculi cerebri und den Pons verlaufen, durch deren Reizung in der Tat *Eckhard*[61] Erektion erfolgen sah (§ 277, 4).

Vollendete Ausbildung der Erektion.

Ist so durch die arterielle Fluxion die Einleitung zu der Erektion gegeben, so wird nunmehr die völlige Ausbildung derselben durch die Tätigkeit folgender quergestreifter Muskeln herbeigeführt. — 1. Der M. ischio-cavernosus (Fig. 76, pag. 235), der sich, vom Sitzbein entspringend, durch seine sehnige Vereinigung schlingenförmig um die Peniswurzel schlägt, drückt bei seiner Contraction die Peniswurzel von oben und seitlich zusammen, so daß das Entweichen des Venenblutes aus derselben behindert ist (*Varolius*, 1573). Auf die V. dorsalis penis vermag er jedoch nicht einzuwirken, da diese in der dorsalen Penisrinne vor einem Drucke der Sehne geschützt liegt. — 2. Der M. transversus perinei profundus wird von den aus den Schwellkörpern austretenden Venae profundae penis (die sich weiter zur Vena pudenda communis und dem Plexus Santorini begeben) derartig durchbohrt, daß seine Contraction diese Venen zwischen den straff horizontal gegeneinander gespannten Fasern komprimieren muß (Fig. 300, *6*). — 3. Endlich ist auch der M. bulbo-cavernosus zur Steifung des Urethralschwellkörpers behilflich, indem er den Bulbus urethrae komprimiert (Fig. 300, *5*, und Fig. 76, pag. 235). Diese Muskeln können zum Teil auch willkürlich bewegt werden, wodurch die Erektion hochgradiger wird, — unter normalen Verhältnissen erfolgt jedoch ihre Contraction durch reflektorische Anregung von den sensiblen Penisnerven aus.

Die Blutstauung im Penis ist keine vollständige, denn dann müßte in pathologischen Fällen andauernder Erektion (Priapismus, Satyriasis) Brand des Gliedes entstehen. — Unterstützend für die Blutstauung im Penis wirkt noch, daß die Ursprünge der Venen des Penis in den Schwellkörpern selber liegen, deren Härtung sie zusammenpressen muß. Ferner finden sich an den mächtigen Venen des *Santorini*schen Geflechts trabekuläre, glatte Muskeln, die bei der Contraction als einspringende Bälkchen in die Venenlumina den Blutabfluß zum Teil versperren.

Erektion beim Weibe.

Die beim Weibe stattfindende Erektion ist unvollkommener und erstreckt sich auf die Corpora cavernosa clitoridis und die Bulbi vestibuli. — Während der Erektion ist die Harnröhre gegen die Blase hin verschlossen, teils durch Schwellung des Caput gallinaginis, einem Teile des Urethralschwellkörpers, teils durch Wirkung des M. sphincter urethrae, der mit dem M. transversus perinei profundus im Zusammenhange steht.

Verschluß der Harnröhre.

351. Ejaculation. — Aufnahme des Samens.

Fortbewegung des Samens bis zur Harnröhre.

Bei der Fortbewegung des Samens sind zu unterscheiden — 1. die Leitung desselben von den Hoden bis in die Samenblasen und — 2. die eigentliche Ejaculation. Erstere geschieht teils kontinuierlich durch das Nachrücken neugebildeter Samenmengen, teils durch das Flimmerepithel (vom Kanal des Nebenhodens bis zum Anfang des Vas deferens) und durch die Contractionen des mit starker Muscularis ausgerüsteten Samenganges selbst.

Ejaculation.

Zur Einleitung der Ejaculation ist jedoch zunächst eine stärkere Contraction der Samengänge und der muskulösen Wandungen der Samenblasen nötig. Diese wird reflektorisch durch Erregung des Ejaculationscentrums im Rückenmarke bewirkt (§ 277, 5). Nach *Nagel*[63] erfolgt die Austreibung des Samens nicht durch peristaltische Bewegungen des Samenleiters, sondern durch eine schnelle kräftige Verkürzung desselben; schon bei schwacher Reizung verkürzt sich der Samenleiter mindestens bis auf die Hälfte seiner Länge. Sobald hierdurch der Samen in die Harnröhre tritt, erfolgt (durch die als mechanischer Reiz wirkende Dehnung der Harnröhre) eine rhythmische Contraction des M. bulbo-cavernosus,

durch welche der Samen energisch aus der Urethra hinausgeschleudert wird. Gleichzeitig mit dem Bulboeavernosus ziehen sich auch der Isehioeavernosus und der Transversus perinei profundus zusammen, doch haben diese auf die eigentliche Ejaculation keinen Einfluß.

Erscheinungen beim Weibe.

Auch beim Weibe findet unter normalen Verhältnissen auf dem Höhepunkte der geschlechtlichen Erregung ein der Ejaculation entsprechender, reflektorisch ausgelöster Bewegungsvorgang statt *(Herophilus)*. Derselbe besteht aus analogen Bewegungen wie beim Manne. Es kommt nämlich zunächst zu einer, reflektorisch durch Reizung der Genitalnerven bewirkten, peristaltischen Bewegung der Tuben und des Uterus von den Tubenenden bis zur Portio vaginalis. Durch diese (der Peristaltik der Vasa deferentia beim Manne entsprechende) Bewegung wird eine gewisse Menge schleimigen Inhaltes, welcher normal die Uteruswände befeuchtet, in die Scheide ausgepreßt. Hieran schließt sich nun die rhythmische Contraction des (dem Bulbocavernosus analogen) Sphincter cunni (mit welchem gleichzeitig auch die unbedeutenden Ischiocavernosi und der Transversus perinei profundus tätig sind). Durch die kräftige Zusammenziehung des faserreichen Uterus und seiner muskulösen Ligamenta rotunda richtet sich der Uterus auf und senkt sich tiefer gegen die Vagina abwärts, wobei sein Innenraum unter Auspressung des Uterinschleimes sich mehr und mehr verkleinert. Geht nun (nach Verlauf der Erregung) der Uterus allmählich wieder in den erschlafften Ruhezustand zurück, so aspiriert er den an das Orificium geworfenen Samen in sein Cavum hinein.

Aspirierende Wirkung des Uterus.

Eine derartige Aufnahme des Samens durch die Ansaugung des maximal erregten Uterus ist jedoch zur Befruchtung keineswegs erforderlich *(Aristoteles)*. Es können die Samenfäden auch von der Portio vaginalis aus durch den klaren Schleimfaden, der normal von der Uterinhöhle aus bis durch den Cervicalkanal niederhängt, durch ihre Eigenbewegungen in den Uterus eindringen. Die Beobachtungen über Schwangerschaft ohne Immissio penis aus pathologischen Behinderungsmomenten (partielle Verwachsung der Vulva oder Vagina) zeigen, daß die Samenfäden sogar durch die ganze Vagina bis in den Uterus hineingelangen können.

352. Reifung und Befruchtung des Eies.

Das Ei ist nicht ohne weiteres zur Befruchtung und weiteren Entwicklung reif; es muß erst noch eine Reihe von Veränderungen durchmachen, welche als Reifung des Eies bezeichnet werden. Diese Veränderungen betreffen vor allem das Keimbläschen, es teilt sich durch Mitose. Hierbei rückt es gegen die Oberfläche des Eies hinan, verliert den Keimfleck und seine Membran, seine Chromatinsubstanz beginnt sich zu knäueln und es geht dann über in ein längliches Gebilde, die „Kernspindel“. Um die beiden Pole der Spindel herum gruppieren sich die körnigen Elemente des Dotters in je einer eigentümlichen Strahlenform („Doppelstern“). Ist dies geschehen, so tritt der periphere Pol der Kernspindel aus der Eioberfläche hervor, wird mit einer geringen Menge Protoplasma zusammen abgeschnürt und aus dem Ei in Form eines kleinen Körperchens ausgestoßen (Fig. 290, *VI* und *VII*). Unmittelbar darauf vollzieht sich derselbe Vorgang noch einmal, die beiden ausgestoßenen Körperchen werden als „Richtungskörperchen“ oder „Polzellen“ bezeichnet (Fig. 301, 302). Der übrig gebliebene, centralwärts gelegene Teil der Kernspindel verbleibt innerhalb des Dotters, wandert gegen den Mittelpunkt des Eies zurück und bildet den „Eikern“ oder den „weiblichen Pronucleus“. Der Eikern des nunmehr reifen Eies ist von dem Keimbläschen des unreifen Eies dadurch unterschieden, daß er viel kleiner ist und fast völlig homogen aussieht, weder Kernfleeke noch Kernmembran besitzt.

Reifung des Eies.

Richtungskörperchen.

Eikern.

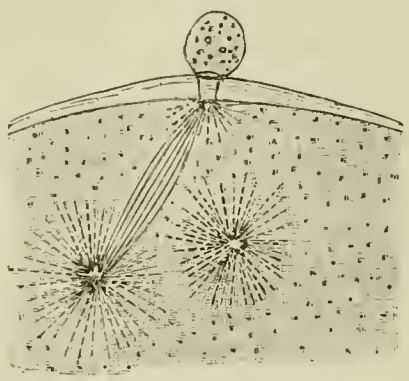
Die Ausstoßung der beiden Richtungskörperchen ist als eine Teilung der unreifen Eizelle (Ovocyte) aufzufassen; nur sind die entstehenden Teilungsprodukte (die beiden Richtungskörperchen einerseits, das reife Ei andrerseits) von sehr verschiedener Größe. Häufig teilt sich auch das

zuerst ausgestoßene Richtungskörperchen seinerseits noch einmal, so daß dann drei Richtungskörperchen neben der reifen Eizelle vorhanden sind. Der ganze Vorgang ist völlig analog der bei der Entwicklung der Spermatozoen (vgl. pag. 878) eintretenden Teilung der Samenmutterzelle oder Spermatocyte in vier Spermatiden. Das Eigenartige des Teilungsvorganges liegt in beiden Fällen darin, daß zwei Zellteilungen unmittelbar ohne Eintreten eines Ruhezustandes des Kerns aufeinander folgen: es wird dadurch bewirkt, daß sowohl der Eikern des reifen Eies wie der Kern des Samenfadens nur die halbe Masse des Chromatins und die halbe Zahl der Chromosomen (Kernsegmente) eines Normalkerns besitzen (vgl. pag. 878): Reduktionsteilung.

Eier, welche sich parthenogenetisch entwickeln, stoßen nur ein Richtungskörperchen aus; sie erleiden also keine Reduktion ihres Chromatins und bedürfen daher nicht der Befruchtung.

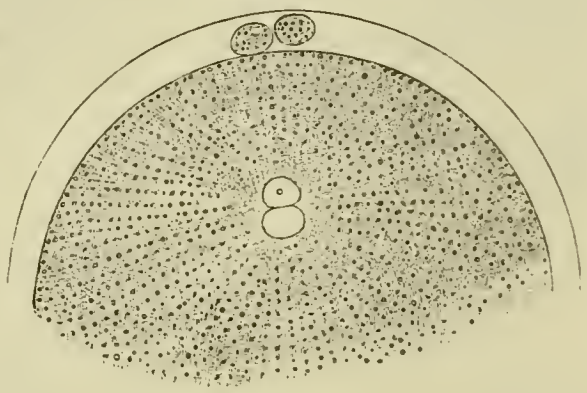
Die Reifung des Eies und das Eindringen des Spermatozoons in dasselbe fallen bei manchen Tieren zeitlich mehr oder weniger zusammen (vgl. Fig. 301); bei anderen geht die Eireifung dem Eindringen des Spermatozoons voraus.

Fig. 301.



Ei von Scorpaena scrofa. Das Keimbläschen stößt ein Richtungskörperchen aus und zieht sich als Eikern zur Eimitte wieder zurück; ihm nähert sich der Spermakern.

Fig. 302.



Ei von einem Seestern (Asteracanthion) mit 2 ausgestoßenen Richtungskörperchen; Spermakern und Eikern benachbart.

Wesen der Befruchtung.

Die Befruchtung des Eies erfolgt dadurch, daß „ein" Samenfaden in dasselbe eindringt.

Seit *Swammerdam* († 1685) weiß man, daß zur Befruchtung der Kontakt des Eies mit dem Samen notwendig ist, und zwar mit den Fäden desselben (*Spallanzani*, 1768), welche nach *Hartsoecker* (1694) in das Ei eindringen. *Barry* sah (1850) Samenfäden in das Innere des Eies des Kaninchens hineintreten. Es geschieht dies durch eine bohrende Bewegung durch die Eihülle mit ziemlich großer Schnelligkeit. Die Einwanderung erfolgt eventuell durch etwa vorhandene Porenkanälchen oder durch die Mikropyle (pag. 880). — Nach *Dewitz*[64] bohren sich Spermatozoen in einen festen oder halbfesten Körper nur dann ein, wenn er präformierte Spalten, Kanäle oder dergleichen enthält, dagegen nicht in einen vollkommen homogenen Körper (Kontaktreizbarkeit der Spermatozoen).

Die klebrige Oberfläche des Eies leistet zunächst dem Anhaften des Samenfadens Vorschub. Bei den meroblastischen Eiern dringt der Samenfaden ein im Bereiche des Keimes, bei den holoblastischen am animalen Pole (wo solcher vorhanden ist). An der Stelle, wo der Kopf des Samenfadens den Dotter trifft, bildet sich ihm entgegen eine hügelartige Erhebung, der Empfängnishügel. Sobald ein Samenfaden in den Dotter eingedrungen ist, bildet das Ei auf seiner Oberfläche eine feine Membran, die Dotterhaut; diese verhindert, daß weitere Samenfäden in das Ei eindringen. — Doch kommt bei meroblastischen Eiern (Selachier, Reptilien, Insekten u. a.) auch normalmäßig das Eindringen mehrerer Samen-

Polyspermie. fäden zur Befruchtung vor: Polyspermie (*Rückert*[65] u. a.); es verschmilzt aber auch hier nur ein Samenkorn mit dem Eikern; die übrigen Spermatozoen gehen zugrunde. Werden Eier, bei denen es unter normalen Verhältnissen nur zum Eindringen eines Samenfadens kommt, vor der Befruchtung geschädigt (durch thermische, chemische, mechanische Einwirkungen), so tritt auch bei ihnen Polyspermie auf; die Entwicklung solcher Eier nimmt aber einen abnormen Verlauf.

Der in das Ei eingedrungene Samenfaden bewegt sich gegen den Eikern hin, wobei sich sein Kopf mit einem Strahlenkranze umgibt, dann löst sich seine Cilie auf und sein allein übrig bleibender Kopf bildet einen chromatischen Klumpen und schwillt zu einem zweiten neuen Kerne an, dem „Spermakern“ oder dem „männlichen Pronucleus“. Endlich verschmelzen Eikern und Samenkern miteinander zu dem neuen Kerne des befruchteten Eies; der Dotter nimmt hierbei ein strahlenförmiges Aussehen an (Fig. 302, 304). Durch die Reduktionsteilung bei der Reifung des Eies (s. pag. 892) und bei der Entwicklung der Samenfäden (pag. 878) war die Masse des Chromatins und die Zahl der Chromosomen des Ei- und Samenkernes auf die Hälfte der eines Vollkerns gebracht worden; durch die Vereinigung von Ei- und Samenkern entsteht daher wieder ein Vollkern: der Kern des befruchteten Eies.

Spermakern.

Kern des befruchteten Eies.

Der Ort, — an dem die Befruchtung erfolgt, ist entweder das Ovarium (hierfür spricht das Vorkommen einer Abdominalschwangerschaft) oder die Tube, deren zahlreiche Schleimhautrecessus ein geeigneter Aufenthaltsort für die Samenfäden sind (daß die Befruchtung auch hier erfolgen kann, zeigt das Vorkommen der Tubenschwangerschaft). Es muß also der Samen vom Uterus aus durch die Tuben bis zum Ovarium gelangen, was wahrscheinlich lediglich durch die Eigenbewegungen der Samenfäden geschieht. Ob peristaltische Bewegungen des Uterus und der Tuben mitwirken können, ist ungewiß; die Flimmerbewegung kann jedoch wegen ihres nach außen, also entgegengesetzt gerichteten, Wimperschlages nicht mitwirken. *Adolfi*[66] zeigte, daß bei künstlich im mikroskopischen Präparat erzeugten Strömungen die Spermatozoen gegen den Strom schwimmen; sie können daher auch entgegen der distal gerichteten Strömung im Uterus und in den Tuben der Säugetiere schwimmen. — Ist das Ei einmal unbefruchtet in den Uterus gelangt, so wird es hier nicht mehr befruchtet, da es abstirbt. Man nimmt an, daß innerhalb 2—3 Wochen das losgelöste Ei in dem Uterus anlangt (beim Hunde in 8—14 Tagen).

Ort der Befruchtung.

Bei der Maus und manchen anderen Säugern befindet sich um das Ovarium herum ein mit Flüssigkeit gefüllter Raum (Periovarialraum). In diesen gelangt das Ei und auch die Samenfäden: beide werden durch aspirierende Bewegung der Tube daraus zum Uterus hingeführt (*Sobotta*[67]).

Doppelbefruchtungen — (Zwillinge) kommen vor 1 : 87 (in heißen Gegenden öfter), — Drillinge 1 : 7600, — Vierlinge 1 : 330000, enorm selten sind Sechslinge (*Vassalli* 1888), — (?) Siebenlinge gebar 1600 Anna Breyers in Hameln. — Die Durchschnittszahl der Empfängnisse des Weibes ist $4^1/_2$. Die höchste beobachtete Kinderzahl beträgt 32—38.

Mehrfache Befruchtung.

Unter **Superföcundation** — (Überschwängerung) versteht man das Vorkommen einer doppelten Befruchtung zweier bei derselben Menstruation gelöster Eier durch verschiedene Begattung. So kann z. B. eine Stute ein Pferdefüllen und ein Maultier werfen, nachdem sie zuvor vom Hengst und dann vom Esel gedeckt war. So sah man auch Weiber einen Neger- und einen weißen Zwilling gebären. — Erfolgt jedoch eine zweite Befruchtung in einer späteren Zeit der Gravidität, etwa im zweiten oder dritten Monat (wie schon ein Fall im Talmud berichtet), so tritt der seltene Fall der **Superfötation** — (Überfruchtung) ein. Es ist jedoch diese nur möglich beim Uterus duplex und fortbestehender Menstruation bis zur Zeit der zweiten Befruchtung. Schon *Hippokrates* erklärte die Überfruchtung aus zwei, je für sich trächtig werdenden Hörnern des Uterus, was nach *Aristoteles* besonders oft bei Hasen sich ereignen soll. Beim einfachen Uterus kann von einer Überfruchtung nicht die Rede sein, da ein Schleimpfropf während der Gravidität den Cervicalkanal verstopft hält, wie schon *Herophilus* wußte, abgesehen davon, daß meist die Menstruation zessiert.

Überschwängerung.

Überfruchtung.

Bastardbildung. — Eine Befruchtung ist auch möglich unter verwandten Arten (Pferd, Esel, Zebra — Hund, Schakal, Wolf — Ziege, Steinbock — Ziege, Schaf — Arten von Lama — Kamel, Dromedar — Tiger, Löwe — Arten von Fasanen — Arten

Bastarde.

von Finken — Gans, Schwan — Karpfen, Karausche — Arten von Seidenschmetterlingen). Die meisten so erzeugten Bastarde sind steril, hauptsächlich wegen Mangels an ausgebildeten Samenfäden der Männchen; die Bastardweibchen sind jedoch zuweilen vom Männchen der beiden Elternarten befruchtbar, z. B. die Maultierstute *(Aristoteles)*; die Nachkommenschaft schlägt dann aber auf die Elternspezies wieder zurück. Nur wenige Bastarde sind unter sich fortpflanzungsfähig, wie die Hundebastarde. Bei verschiedenen Froscharten ist die Ursache des häufigen Mißlingens der Bastardierung in mechanischen Hindernissen für das Eindringen des Samenfadens in das Ei zu suchen. Nur solche Fäden, welche schlanker und kräftiger in ihrer Bewegung sind als die der anderen Art, können Eier dieser Art befruchten. Daher ist die Möglichkeit der Bastardierung zwischen zwei Arten fast stets einseitig (*Pflüger* u. *Smith*[68]). Bei einigen Amphibien ist eine Bastardbefruchtung zwar wirksam, doch geht die Entwicklung nicht über die ersten Stadien hinaus. Es scheint dies daran zu liegen, daß nur ein Teil eines unvollkommen in das Ei gelangten Samenfadens zur Einwirkung gelangt (*Pflüger*[69]). Nach *O.* u. *R. Hertwig*[70] lassen sich bei Echinodermen Bastardierungen leichter erzeugen, je lebensfähiger die Spermatozoen sind und je mehr die Eier eine Schwächung erfahren haben. — Samenfäden der einen Art vermögen Eier einer anderen Art nicht zu befruchten, weil das Eiprotoplasma die Samenfäden schädigt (ähnlich wie Blutplasma die Erythrocyten heterogenen Blutes, § 14) und zugleich die normale. zum Eindringen notwendige Bewegung verändert (*v. Dungern*[71]).

Künstliche Parthenogenese.

J. Loeb[72] zeigte, daß unbefruchtete Seeigeleier zur Entwicklung bis zum Pluteusstadium gebracht werden können, wenn sie eine Zeitlang mit Seewasser, dem gewisse Salze (z. B. $MgCl_2$) zugesetzt worden sind, behandelt werden (künstliche Parthenogenese). Das Wirksame dabei ist die Erhöhung des osmotischen Drucks der Außenflüssigkeit und die dadurch bewirkte Wasserentziehung. Bei dieser osmotischen Entwicklungserregung fand aber nicht die Membranbildung statt, wie nach Eintritt des Spermatozoons; auch ergaben sich Abweichungen im Verlaufe der Entwicklung. Werden jedoch die Eier zunächst bei etwa 16^0 $1^1/_2$—3 Minuten lang in eine Mischung von Seewasser mit einer einbasischen Fettsäure (Essigsäure, Propionsäure, Buttersäure) und darauf in normales Seewasser gebracht, so bilden alle Eier die typische Befruchtungsmembran; werden sie sodann nach etwa 10 Minuten auf etwa 35—60 Minuten in hypertonisches Seewasser übertragen, so tritt normale Entwicklung der Eier ein. *O. Hertwig*[73] betont gegenüber diesen Versuchen den Unterschied von Befruchtung und Entwicklungserregung. Die Versuche *Loebs* lehren Einflüsse kennen, welche ebenso, wie es auch die Befruchtung tut, entwicklungserregend zu wirken vermögen, ohne doch zur Erklärung des Befruchtungsvorganges selbst etwas beitragen zu können.

353. Furchung, Morula, Blastula, Gastrula. Bildung der Keimblätter. Erste Embryonalanlage.

Furchungsprozeß.

In dem befruchteten Ei zieht sich die Dottermasse etwas enger um den neugebildeten Kern, wobei sie sich von der Dotterhaut etwas entfernt, und es folgt nun zuerst Teilung des Kernes und dann des Dotters in zwei gekernte Kugeln oder Blastomeren. Dieser Prozeß, die „Furchung“ genannt, wiederholt sich nach dem Schema der Zellteilung nun an den entstandenen zwei Kugeln, so daß zuerst 4, hierauf 8, dann 16, 32 usw. Kugeln entstehen. Die Teilung führt dazu, daß der Dotter in zahlreiche kleine, kernhaltige Kugeln, die „Furchungskugeln“ oder „Urzellen“ (20—25 μ), zerlegt wird. Er besteht hiernach aus einem zusammengeballten Haufen von Urzellen und heißt jetzt Morula oder Maulbeerkugel.

Morula.

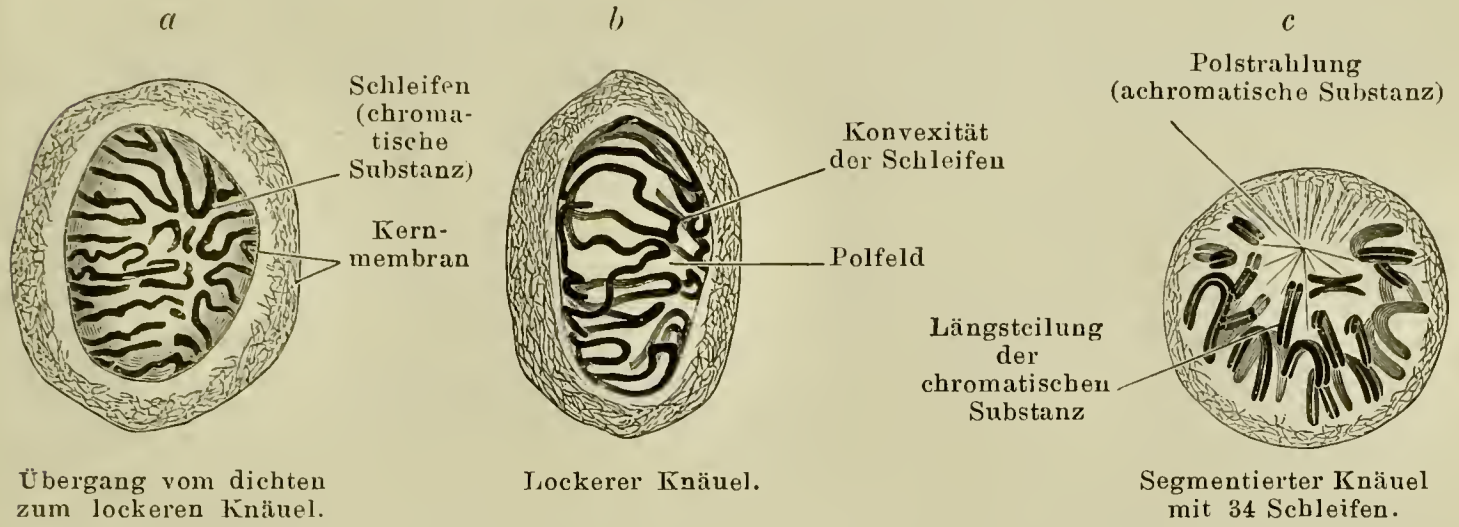
Der Furchungsvorgang am befruchteten Ei ist nichts anderes als eine typische Zellteilung; er erfolgt unter den Erscheinungen der Mitose oder Karyokinese.

Mitose oder Karyokinese.

Die mitotische oder karyokinetische Zellteilung (Fig. 303) wird charakterisiert durch eigentümliche Vorgänge an dem Kern der sich teilenden Zelle. Der Kern vergrößert sich, verliert die Kernmembran und die Kernkörperchen, das Chromatinfadenwerk desselben vermehrt sich, bildet einen Knäuel und zerfällt in einzelne schleifenförmige Stücke, die Chromosomen. Die Zahl der Chromosomen ist für jede Tierart konstant; sie wechselt bei den verschiedenen Tierarten von nur 2 bis zu 100 und mehr (beim Menschen beträgt sie 24). Inzwischen bildet sich in der achromatischen Substanz ein eigenartiges

System feiner Fäden, die Kernspindel (*c, d, e, f*), die an beiden Seiten ein Polkörperchen (Centrosoma) trägt. Die Bildung der Kernspindel geht aus von dem Centrosoma der ruhenden Zelle, welches als ein kleines Körperchen, umgeben von einem Hofe dichteren Plasmas, neben dem Kerne liegt. Das Centrosoma, das Teilungsorgan der Zelle, leitet die Zellteilung ein, indem es sich in zwei Hälften zerlegt, welche auseinander rücken und die beiden Tochtercentrosomen oder Polkörperchen der Kernspindel bilden. Die Chromosomen ordnen sich nun in der Mitte zwischen den beiden Centrosomen

Fig. 303.



zu einer äquatorialen Platte *(d)* und teilen sich nunmehr der Länge nach jedes in zwei Hälften. Die beiden Hälften weichen auseinander nach den Centrosomen zu *(e, f)* und bilden hier wieder einen Knäuel, zugleich zerlegt sich das Protoplasma des Zellkörpers in zwei Stücke, von denen nun jedes mit seinem Kern eine neue Zelle darstellt. Dadurch, daß bei der mitotischen Kernteilung jedes Chromosom der Mutterzelle in zwei Hälften gespalten wird, von denen je eines in den Kern der neuen Zelle übergeht, wird offenbar bewirkt, daß der Kern der neuen Zelle genau die gleiche Zahl von Chromosomen enthält wie die Mutterzelle; so bleibt die für jede Tierart charakteristische Chromosomen-

zahl bei der Teilung erhalten. Die neugebildeten Zellen gehen zunächst in ein Ruhestadium über, während dessen auch die Masse des Chromatins durch Wachstumsvorgänge sich wiederum zur Norm ergänzt. — Die abweichenden Vorgänge bei der Reduktionsteilung der Geschlechtszellen s. pag. 878, 882, 892.

Centrosoma des sich teilenden Eies.

Die Centrosomen des sich teilenden Eies stammen von einem Centrosoma ab, welches in der Region des Mittelstücks des eingedrungenen Samenfadens liegt. Nach dem Eindringen des Spermatozoons in das Ei erfolgt eine Drehung desselben, so daß das Mittelstück nach innen, der Kopf nach außen gerichtet ist: das am Mittelstück gelegene Centrosoma teilt sich dann in die beiden Tochtercentrosomen und veranlaßt nun wie bei der mitotischen Zellteilung die Teilung des Eies.

Einflüsse auf die Furchung.

Entzieht man Seeigeleiern allen freien Sauerstoff, so bleibt der Eintritt des Spermatozoons ohne alle Wirkung; ebenso verhindert Hemmung der Oxydationsprozesse im Ei durch Zusatz von KCN-Lösung die Entwicklung. Befruchtete Eier sind viel empfindlicher gegen Sauerstoffmangel als unbefruchtete (*Loeb*[72]). O-Mangel hat beim Ei einiger Fische (Ctenolabrus) die Rückbildung der Furchung zur Folge; die Kugeln lösen sich wieder auf und fließen zusammen. Neuer O-Zutritt regt aufs neue den Furchungsprozeß wieder an (*Loeb*[74]). Beim Froschei bewirkt O-Mangel eine Hemmung der Schnelligkeit der Entwicklung; bei O-Abschluß kommt es niemals zur Entwicklung einer normalen Larve. Erneute O-Zufuhr nach O-Entziehung kann zuweilen die Weiterentwicklung wieder anregen. Anhäufung von CO_2 bringt die Entwicklung der Froscheier noch viel schneller zum Stillstand als O-Entziehung, bei längerem Verweilen in einer CO_2-Atmosphäre sterben die Froscheier ab (*Godlewski*[75]).

Vererbung.

Bei der Furchung erhält jede Tochterzelle zur Hälfte väterliche, zur Hälfte mütterliche Kernelemente; hieraus erklärt sich der Vorgang der Vererbung vom väterlichen und mütterlichen Organismus aus. Die Substanz, welche der Träger der erblichen Eigenschaften ist, das Idioplasma (*Nägeli*[76]), die Anlagesubstanz oder Erbmasse (*O. Hertwig*[77]), muß also in den Kernen der mütterlichen und väterlichen Geschlechtszelle enthalten sein.

Mendelsche Regeln.

Für die Vererbung der elterlichen Eigenschaften auf die Nachkommen hat *Georg Mendel*[78] (1865) bei Züchtung von Bastarden zwischen nah verwandten Rassen oder Varietäten derselben Art grundlegende Gesetzmäßigkeiten entdeckt: *Mendel*sche Regeln. Die von ihm gefundenen Tatsachen, die zunächst wenig Beachtung fanden, sind dann später vielfältig bestätigt worden (vgl. *Correns*[79], *Goldschmidt*[80]). Unterscheiden sich die bei der Bastardierung mit einander verbundenen Rassen oder Varietäten nur in einer Eigenschaft von einander, so bezeichnet man die bei ihrer Verbindung gewonnenen Bastarde als Monohybride, sind zwei oder mehrere Eigenschaften der Eltern verschieden, so nennt man die Bastarde Di-, resp. Polyhybride. Die Verhältnisse liegen natürlich am einfachsten bei den Monohybriden. Die beiden Varietäten Mirabilis Jalapa alba und rosea unterscheiden sich von einander nur durch die Farbe der Blüten, die erste hat weiße, die zweite rote Blüten. Bei der Vereinigung dieser beiden Varietäten entsteht ein Bastard mit hellrosa Blüten, die Eigenschaften der beiden Eltern sind in diesem Fall also mit einander kombiniert zu einer intermediären Eigenschaft: intermediäre Vererbung. Wird dieser Bastard nun durch Selbstbefruchtung rein weiter gezüchtet, so hat von der nächsten Generation ein Viertel weiße, ein Viertel rote und die übrigen zwei Viertel wieder rosa Blüten. Bei Weiterzüchtung durch Selbstbefruchtung liefert das erste Viertel nur weißblühende Nachkommen, das zweite Viertel nur rotblühende Nachkommen, sie bleiben also weiterhin konstant, die beiden anderen Viertel mit den rosa Blüten dagegen liefern eine Nachkommenschaft, von der wieder ein Viertel weiße Blüten, ein Viertel rote Blüten hat und diese Eigenschaft konstant weiter vererbt, während die anderen zwei Viertel rosa Blüten haben und eine Nachkommenschaft liefern, die immer wieder in derselben Weise in drei Gruppen zerfällt: eine weißblühende konstante, eine rotblühende konstante und rosablühende, die bei der Vermehrung wieder in derselben Weise verschiedene Nachkommen erzeugen, die „mendeln". — Eine andere Art der Vererbung, die aber im Prinzip durchaus auf dasselbe hinauskommt, findet sich z. B. bei zwei Varietäten der Brennessel Urtica pilulifera und Urtica Dodartii. Die erste hat stark gezähnte, die zweite fast glattrandige Blätter; der durch die Vereinigung beider entstehende Bastard aber hat stark gezähnte Blätter, entspricht also äußerlich durchaus dem einen Elter. Diejenige Eigenschaft, die bei der Vererbung die andere unterdrückt, wird als die dominierende,

die andere als die latente oder rezessive bezeichnet. Die latente Eigenschaft (in unserem Beispiel also die Glattrandigkeit) ist in der ersten Bastardgeneration äußerlich nicht wahrnehmbar, die Bastarde haben alle stark gezähnte Blätter, sie ist aber dennoch als latente Anlage vorhanden. Wird nämlich diese Generation durch Selbstbefruchtung rein weiter gezüchtet, so hat ein Viertel der Nachkommenschaft wieder glattrandige Blätter, die latente Eigenschaft kommt hier also wieder zum Vorschein. Die anderen drei Viertel der Nachkommenschaft haben alle stark gezähnte Blätter, aber nur ein Viertel vererbt diese Eigenschaft konstant, d. h. gibt weiterhin nur Nachkommen mit stark gezähnten Blättern, die anderen zwei Viertel verhalten sich bei der weiteren Fortpflanzung genau so, wie die erste Generation, sie liefern ein Viertel Nachkommen, die die latente Eigenschaft konstant vererben, ein Viertel Nachkommen, die die dominierende Eigenschaft konstant vererben, und zwei Viertel, die zwar äußerlich nur die dominierende Eigenschaft besitzen, innerlich aber doch die andere Eigenschaft latent besitzen, da sie weiterhin sich wieder verhalten, wie die erste Bastardgeneration, nämlich „mendeln". Der Unterschied zwischen der intermediären Vererbung und der Vererbung mit dominierendem Merkmal ist also nur der, daß bei der ersteren man den Bastarden, welche mendeln, den Besitz der beiden elterlichen Eigenschaften auch äußerlich ohne weiteres ansehen kann, da eben beide elterlichen Eigenschaften als intermediäres Produkt hier zum Vorschein kommen, während bei der anderen Art der Vererbung, der Vererbung mit dominierendem Merkmal, die mendelnden Bastarde äußerlich nur die Eigenschaft des einen Elters, eben die dominierende, zeigen und das tatsächliche Vorhandensein der anderen in latenter Form erst bei der weiteren Fortpflanzung offenbaren. Bei Di- und Polyhybriden werden die Verhältnisse natürlich viel komplizierter.

Erklärung der Tatsachen der Vererbung.

Zur Erklärung dieser Gesetzmäßigkeiten muß man annehmen, daß die elterlichen Eigenschaften in der bei der Befruchtung zur Vereinigung kommenden Erbmasse als besondere „Anlagen" vorhanden sind; es ist dafür zunächst nicht notwendig, eine Annahme darüber aufzustellen, in welcher Weise diese Anlagen in der Erbmasse vertreten sein sollen. Es seien die Anlagen für die beiden verschiedenen Eigenschaften der Eltern in den obigen Beispielen als x (z. B. Anlage für die Eigenschaft, weiße Blüten zu liefern) und y (Anlage für die Eigenschaft, rote Blüten zu liefern) bezeichnet. Bei der Vereinigung der Erbmassen während der Befruchtung entsteht dann also ein Anlagenpaar $x + y$ in der befruchteten Eizelle, bei der Teilung der Eizelle zu den Körperzellen des neuen Wesens erhält jede Körperzelle ein derartiges Anlagenpaar. Wenn beide Anlagen in gleichmäßiger Weise zur Geltung kommen können, so wird der Bastard die intermediäre Eigenschaft zeigen, wenn dagegen von den beiden Anlagen die eine über die andere dominiert, so wird äußerlich nur diese eine Eigenschaft zum Vorschein kommen, die andere dagegen zunächst latent bleiben. Man muß nun weiter annehmen, daß bei der Bildung der Geschlechtszellen in dem Bastard die beiden Anlagen wieder eine Trennung erfahren, es werden also männliche Geschlechtszellen mit der Anlage x und männliche Geschlechtszellen mit der Anlage y und ebenso weibliche Geschlechtszellen mit der Anlage x und weibliche Geschlechtszellen mit der Anlage y gebildet werden. (Die morphologische Grundlage für eine derartige Annahme ist in der Reduktionsteilung bei der Bildung der Geschlechtszellen gegeben, vgl. pag. 878, 882, 892.) Bezeichnet man die männlichen Geschlechtszellen mit M und die weiblichen mit W, so entstehen also in dem Bastard vier Arten von Geschlechtszellen, nämlich $Mx — My — Wx — Wy$. Bei der Befruchtung müssen sich nun nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung die folgenden vier Kombinationen in gleicher Zahl bilden: $Mx + Wx$; $My + Wy$; $Mx + Wy$; $My + Wx$. Bei der Kombination $Mx + Wx$ entsteht ein Wesen, welches nur die Anlage x enthält und diese natürlich auch konstant weiter vererbt, die andere Anlage ist hier ja ganz verloren gegangen. Ebenso entsteht bei der Kombination $My + Wy$ ein Wesen, welches nur die andere Anlage y enthält, sie also auch nur allein weiter vererben kann. Bei der Kombination $Mx + Wy$ und ebenso bei der Kombination $Wx + My$ entsteht dagegen wieder ein Wesen mit der Anlage $x + y$, das sich demnach genau so verhalten wird wie die erste Bastardgeneration, bei der Fortpflanzung also auch wieder mendeln muß. Die tatsächlichen Verhältnisse der Mendelschen Regeln sind demnach so, wie sie unter den obigen Annahmen sich nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung als notwendig ergeben.

Erstreckt sich der Furchungsprozeß, wie oben geschildert, über den ganzen Dotter des Eies, so nennt man die Furchung eine totale. Sind dabei die entstehenden Furchungskugeln alle von gleicher Größe, wie bei Säugern und Amphioxus, so haben wir die totale, äquale Furchung; liefert dagegen, wie z. B. beim Froschei, die eine Hälfte des Dotters, der animale Pol (vgl. pag. 883), viel kleinere Furchungszellen, als die andere (vegetativer Pol), so haben wir die totale inäquale Furchung. Im

Äquale,

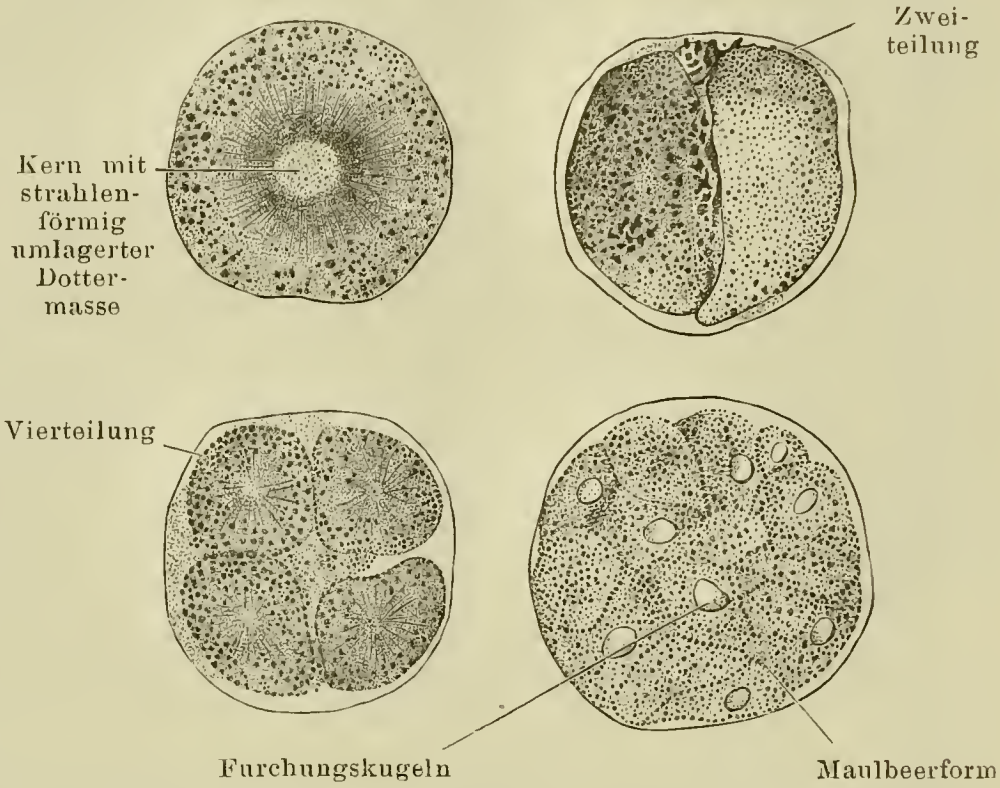
inäquale,

animalen Pole bildet sich der Embryo. — Ist endlich die Dottermasse so groß, daß die Furchung auf den animalen Pol beschränkt bleibt, so haben wir die partiale Furchung (s. unten). Eier, die sich total furchen, werden holoblastische, solche mit partialer Furchung werden meroblastische genannt.

partiale Furchung.

Es sind zahlreiche Versuche gemacht worden, die Entwicklung aus einer einzigen isolierten Blastomere zu verfolgen. Einige Forscher (*Roux*[81], *Chabry*[82] u. a.) fanden, daß aus einer Blastomere sich zunächst nur ein rechtes oder linkes Halbindividuum (Stachelhäuter) bildet, das sich jedoch im weiteren Verlaufe durch „Postgeneration“ zu einem ganzen Wesen zu ergänzen vermag. — Andere Beobachter (*Driesch*[83], *O. Hertwig*[84], *Zoja*[85]) hingegen erhielten aus einer einzigen Blastomere (z. B. vom Ascidienei) von vornherein Ganzindividuen (sogar bis zur 16. Teilung), aber nur von geringerer Größe. — Unter besonderen Versuchsbedingungen endlich ließen sich aus den teilweise isolierten, teilweise aber noch zusammenhängenden Blastomeren Doppelmißbildungen erzeugen (*O. Schultze*[86]).

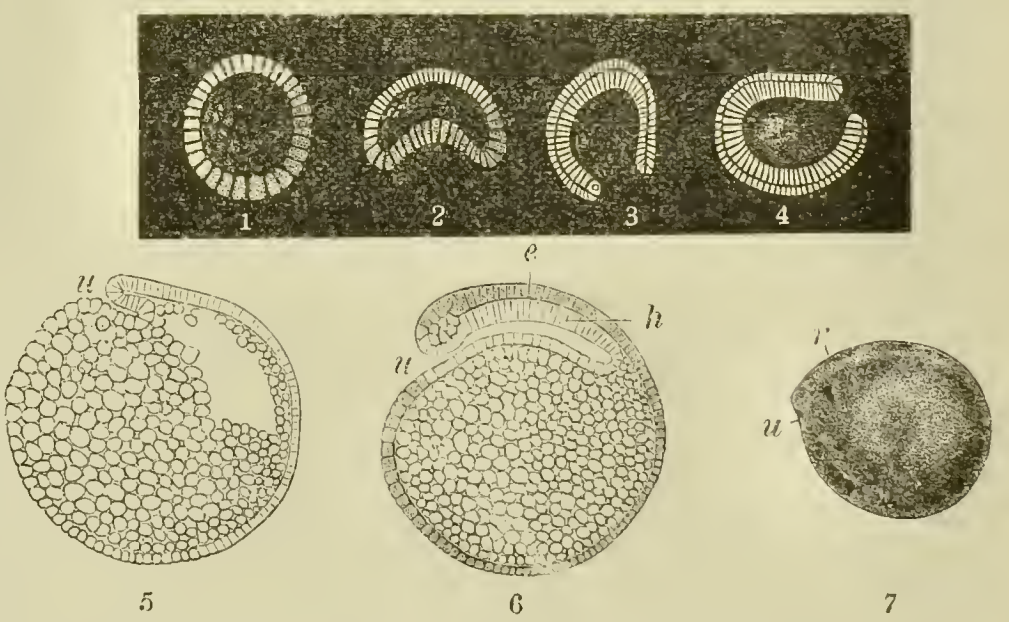
Fig. 304.



Vier Furchungsstadien eines befruchteten Eies von Echinus saxatilis.

Unter normalen Verhältnissen verläuft nach *Roux*[81] die erste Furche (Frosch) in gleicher Richtung mit dem Centralnervensystem. Die 2. Furche schneidet senkrecht die 1. und trennt die Eimasse in zwei ungleich große Abschnitte, von denen der größere dem Kopfteile des Embryo zur Bildung dient.

Fig. 305.



1—4 Bildung des Hypoblasts durch Einstülpung der Blastula und die hierdurch erzeugte Gastrula von Amphioxus. — *5* Beginn und *6* weitere Ausbildung des Hypoblasts durch Einstülpung von Petromyzon: *u* Blastoporus (Urmund), *e* Epiblast, *h* Hypoblast im senkrechten Durchschnitte. — *7* Das Ei in diesem Stadium von der Seite betrachtet: *u* der Urmund, *r* die Rückenfurche (nach *Kupffer*).

Bildung der Keimblase. Blastula.

Inzwischen ist das Ei durch Aufnahme von Flüssigkeit in das Innere gewachsen. Es legen sich nun alle Zellen polyedrisch abgeflacht aneinander und bilden eine zellige Blase, die „Keimblase oder Blastula“, welche der Zona ringsum anliegt (Fig. 305, *1*).

In diesem Zustande befindet sich das Menschenei schon in der 1. Woche (Kaninchen 4, Meerschweinchen $3^1/_2$, Katze 7, Hund 11, Fuchs 14, Wiederkäuer und Dickhäuter 10—12, Reh 60 Tage).

Der nun folgende wichtige Bildungsvorgang besteht darin, daß sich aus der Blastula ein Hohlgebilde entwickelt, dessen Wandung aus einer

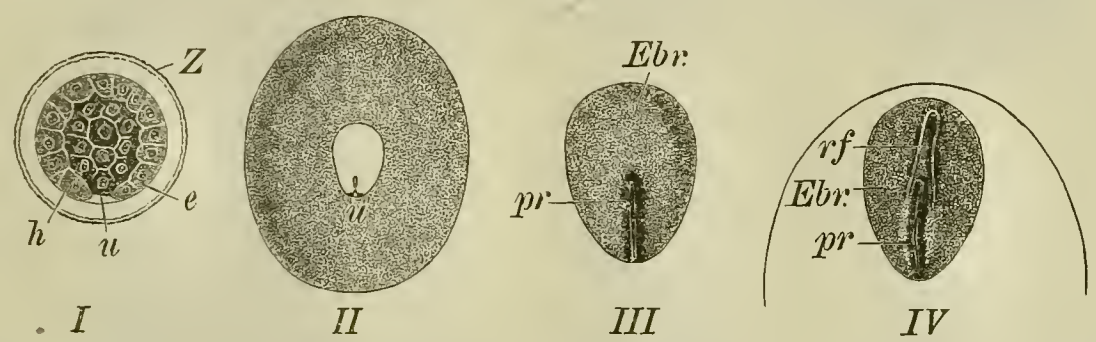
doppelten Zellenlage besteht. Am leichtesten läßt sich diese Umbildung am Ei des Amphioxus verfolgen. Hier stülpt sich nämlich eine Stelle der aus einer einfachen Zellenschicht bestehenden Blastula gegen den Binnenraum der Blase zurück (Fig. 305, *2*), und zwar nach und nach so weit, bis die zurückgestülpte Zellenlage die ihr gegenüber liegende berührt *(3)*. Dabei verengt sich mehr und mehr die Einstülpungsöffnung.

Das so gebildete Entwicklungsstadium heißt Gastrula, ihre äußere Zellenschicht ist der Ektoblast (oder der Epiblast), die innere der Entoblast (oder der Hypoblast), die Öffnung wird Blastoporus oder Urmund genannt, der Binnenraum ist der Urdarm. Bei den Wirbeltieren schließt sich der Urmund vollständig bei der weiteren Entwicklung. *Gastrula.* *Blastoporus.*

Vollkommen ähnliche Gastrulalarven finden sich bei manchen Strahltieren und Würmern, welche sich im Wasser selbständig umherbewegen und durch den Urmund wie die Coelenteraten sich ernähren (pag. 295).

Die Bildung des Hypoblasts *(h)* durch Einstülpung von der Gegend des Urmundes aus zeigt sich in ähnlicher Weise noch recht deutlich bei den Neunaugen (Petromyzon): Fig. 305, *5* und *6* erläutern diese Vorgänge der Bildung nach *Kupffer*[87]. Man sieht, wie vom Urmunde *(u)* aus die Ein- *Bildung des Hypoblasts.*

Fig. 306.



I Kaninchen-Ei nach *van Beneden: Z* Zona pellucida, *e* Epiblast, *h* Hypoblast, *u* Urmund. — *II* Kaninchen-Ei mit der (hellen) Embryonal-Anlage: bei *u* ist die erste Bildung des Primitivstreifs (oder Urmund) erkennbar. — *III Ebr* Embryonalanlage von einem etwas älteren Kaninchen-Ei, *pr* der Primitivstreif mit Rinne. — *IV* Noch etwas entwickeltere Anlage (7. Tag); die Embryonalanlage *(Ebr)* enthält oberhalb des Primitivstreifens bereits die erste Anlage der Rückenfurche (nach *Kölliker*).

und Zurückstülpung erfolgt und so Epiblast *(e)* und Hypoblast *(h)* sich übereinander schichten; unter dem Hypoblast liegt die primäre Darmhöhle. Auch bei den Lurchen verlaufen diese Bildungen noch ziemlich ähnlich.

Es erscheint gerechtfertigt, die analogen ersten Bildungsvorgänge am Säugetierei in gleichartiger Weise zu deuten. Nach *van Beneden*[88] zeigt das Ovulum nach vollendeter Furchung alsbald ebenfalls zwei Zellenschichten, den Epiblast (Fig. 306, *I*, *e*), welcher der Zona pellucida *(Z)* zunächst liegt, und den Hypoblast *(h)*. Der Urmund *(u)* führt auch hier zu der Binnenhöhle des Eies. — Wenn bei dem Kaninchenei der Durchmesser bis zu 2 *mm* gewachsen ist, so erscheint an einer Stelle der länglichovale Fruchthof oder der Embryonalfleck oder Embryonalschild (Area germinativa s. embryonalis). Die Zellen des Ektoderms vermehren sich zu mehrfacher Schichtung im Bereiche des Schildes. Eine genaue Untersuchung läßt ferner am Rande desselben eine kleine, längliche Stelle erkennen *(II, u)*, von welcher aus die Verdoppelung des Zellenlagers der Keimblase ausgeht und die daher wohl als Blastoporus angesprochen werden muß. Vom Urmund aus dehnt sich zunächst die untere Zellenlage (Hypoblast) im Bereiche des Embryonalfleckes aus, doch geht ununterbrochen das Wachstum desselben immer weiter, bis schließlich die ganze Keimblase sich verdoppelt *Gastrulation beim Säuger-Ei.* *Embryonalfleck.*

Primitiv-streifen.

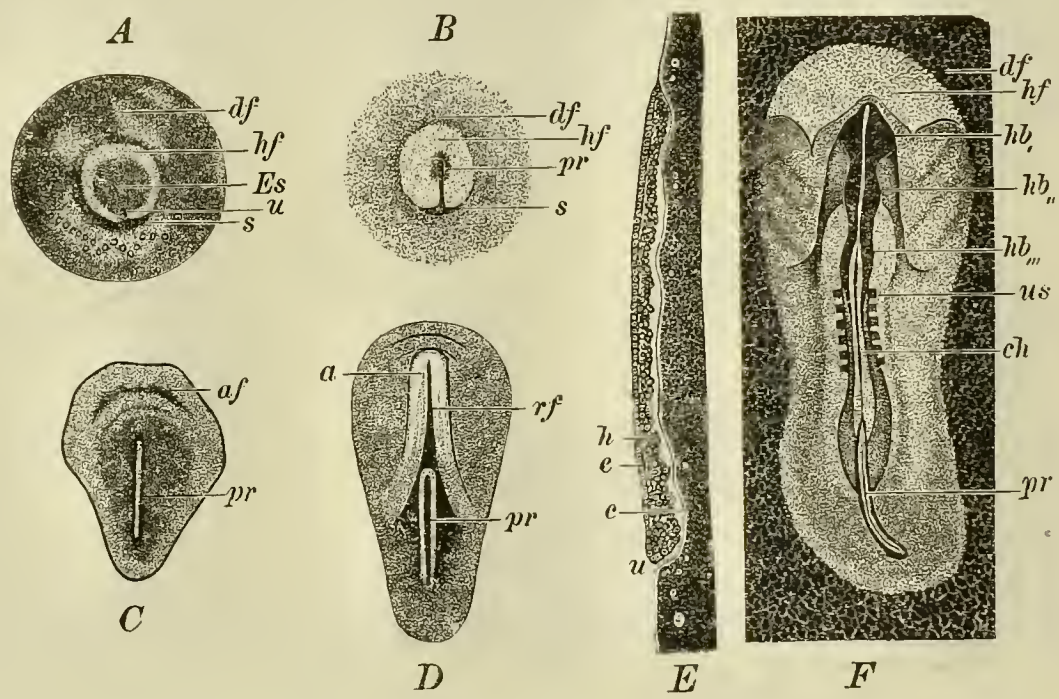
hat. Die Stelle des Urmundes *(II. u)* gestaltet sich weiterhin zu dem sogenannten Primitivstreifen *(III. pr)*, welcher anfangs als länglich-rundliche Verdickung, später als längsgefurchter Streif erscheint.

Der Primitivstreifen ist (wie überhaupt der Urmund bei den Vertebraten) ein vergängliches Gebilde. Er zeigt sich zwar noch, wenn schon im Epiblasten vor ihm die Rückenfurche *(IV. rf)* entsteht, dann fällt er jedoch allmählich dem Schwunde anheim. — Der Primitivstreifen hat vorn eine knotenförmige Anschwellung und hinten einen Endwulst. Die Furche des Primitivstreifens heißt auch Primitivrinne, ihre Ränder Primitivfalten.

Area pellucida et opaca.

Die Area embryonalis geht aus ihrer birnförmigen Gestalt weiterhin in eine biskuitförmige über. Die an die Embryonalanlage grenzenden Teile der Keimblase werden durchsichtiger, so daß erstere von einer Area pellucida umgeben wird, um welche herum der dunkle Fruchthof, Area opaca, belegen ist. Die Zona pellucida erhält jetzt ein zottiges Aus-

Fig. 307.



A Keimscheibe des Hühnereies aus den ersten Stunden der Bebrütung nach *Koller: df* dunkler Fruchthof, *hf* heller Fruchthof, *Es* Embryonalanlage, *u* Stelle, von welcher aus der Hypoblast sich durch Einstülpung bildet, oder der Blastoporus (Urmund), unten sichelförmig *(s)* gestaltet. — *B* etwas älteres Präparat: *pr* Primitivstreifen. — *E* Längsschnitt durch die Keimscheibe einer Nachtigall aus diesem Stadium (nach *Duval*); *u* Urmund, *e* Epiblast, *h* Hypoblast, unter letzterem die Urdarmhöhle *c*. — *C* deutlich ausgebildeter Primitivstreifen mit der Primitivrinne *(pr)*, davor die erste Anlage der Amniosfalte *(af)*. — *D* vor dem Primitivstreifen *(pr)* bildet sich die Rückenfurche *(rf)* (18. Stunde, nach *Balfour*). — *F* Hühnchen von 33 Stunden (nach *Duval*), der Primitivstreifen *pr* in Rückbildung begriffen; *df* dunkler, *hf* heller Fruchthof, *hb, hb,, hb,,,* die 3 vorderen Gehirnblasen, *us* Ursegmente, *ch* Chorda dorsalis.

Chorion primitivum.

sehen, überzieht sich mit einer Gallertschicht und wird nun Chorion primitivum, s. Prochorion genannt.

Beim Hunde überzieht sich im Uterus die Zona mit einer schleimigen Sekrethülle. Hier konnte *Bonnet*[89] nachweisen, daß dieses zähe Sekret bis in die Lumina der Drüsengänge hineinreicht und so Gallertfäden bildet, welche irrtümlich früher als von der Zona hervorgesproßte Zöttchen angesehen wurden. Sie dienen dem Ei als Haft- und Ernährungsmittel.

Bildung des Mesoblasts.

Weiterhin breitet sich vom Primitivstreifen aus zwischen Epi- und Hypoblast eine neue Zellenlage aus: der Mesoblast (Fig. 308, *I*), welcher sich bald über den Bereich des Embryonalfleckes ausdehnt und in die Keimblase weiter wächst. Innerhalb des Mesoblasten kommt es fernerhin zur Bildung von Gefäßen, deren Verbreitungsbezirk auf der Keimblase

Area vasculosa.

Area vasculosa heißt.

Nicht geringe Schwierigkeiten hat die Auffindung der gleichwertigen Bildungen bei den meroblastischen Eiern, so z. B. beim Vogelei, verursacht.

Partiale Furchung des Vogeleies.

In diesen Eiern findet nämlich zunächst nur eine „partiale Furchung“ statt, d. h. nur der weiße Dotter im Bereiche des Hahnentrittes wird (durch im übrigen analoge Vorgänge wie beim Säugerei) in zahlreiche Urzellen durch den Furchungsvorgang zerklüftet. Die so entstandenen Zellen bilden auf der Oberfläche des Dotters die „Keimhaut“, sie ordnen sich weiterhin ebenfalls in zwei übereinander geschichtete, dünne, zirkelrunde Lagen oder Keimblätter. Die oberste Schicht (Ektoblast) ist die größte und enthält kleinere, blassere Zellen; die untere Lage (Hypoblast), welche anfänglich nicht kontinuierlich angeordnet ist, ist kleiner; ihre Zellen sind größer und dunkel granuliert.

Die Keimhaut.

Gastrulation im Vogelei.

Die Betrachtung von Keimscheiben aus den ersten Stunden der Bebrütung läßt Verhältnisse erkennen, welche auf einen analogen Bildungsvorgang beim Entstehen des Hypoblasten hindeuten, wie in den holoblastischen Eiern.

Urmund- und Primitivstreifen.

Man hat nämlich auch auf der Keimscheibe des Vogels eine dem Urmund entsprechende Bildung angetroffen (*Koller*[90]) (Fig. 307 *A*, *u*), welche zuerst nur kurz ist und sich im unteren Bereiche sichelförmig verbreitert. Dieser Blastoporus gestaltet sich, allmählich länger werdend, zum Primitivstreifen um (*B*, *C*, *pr*), welcher dem des Säugetiereies zweifellos gleichzustellen ist. Daß beim Vogelei der Hypoblast wohl gleichfalls durch Einstülpung vom Blastoporus aus hervorgegangen gedacht werden muß, legt die Betrachtung eines Längsschnittes der beiden Keimblätter aus dieser ersten Periode nahe. Fig. 307 *E* stellt einen solchen Sagittalschnitt von der Keimscheibe eines Nachtigalleneies dar: man sieht, wie vom Urmunde (*u*) aus das untere Keimblatt (*h*) unter den Ektoblasten geschoben erscheint. Beide Blätter ruhen auf der mit Flüssigkeit gefüllten Höhle des Urdarmes (*c*).

Bildung des Mesoblasts.

Zwischen dem Ektoblast und Hypoblast entsteht nun vom Primitivstreifen her der Mesoblast, welcher sich zwischen die beiden vorigen peripherisch wachsend einschiebt. Der Größe nach rangieren die drei Keimblätter (Vogel) im Wachstume dauernd so, daß das oberste das größte, das mittlere das zweitgrößte, das unterste das kleinste ist. Alle drei wachsen an ihrer Peripherie weiter. Da das mittlere in sich Gefäße entwickelt, so ist dessen Rand stets leicht an dem Sinus, der späteren Vena terminalis, zu erkennen. Der Rand des oberen schließt die weißgelblich gewellte Area vitellina ein, der des mittleren die Area vasculosa; der Embryo liegt in einer glashellen, bisquitförmigen Stelle, der Area pellucida. Da alle drei Blätter schließlich den ganzen Dotter umwachsen, so stoßen dann ihre Ränder an dem, dem Embryo gegenüber liegenden Dotterpol zusammen.

Weiteres Wachstum der Blätter.

So haben sich bei allen Vertebraten drei Keimblätter entwickelt:

Bildungen aus dem Ekto-,

Aus dem Ektoblast entstehen die Epidermoidalgebilde, das Nervensystem und die Sinnesepithelien.

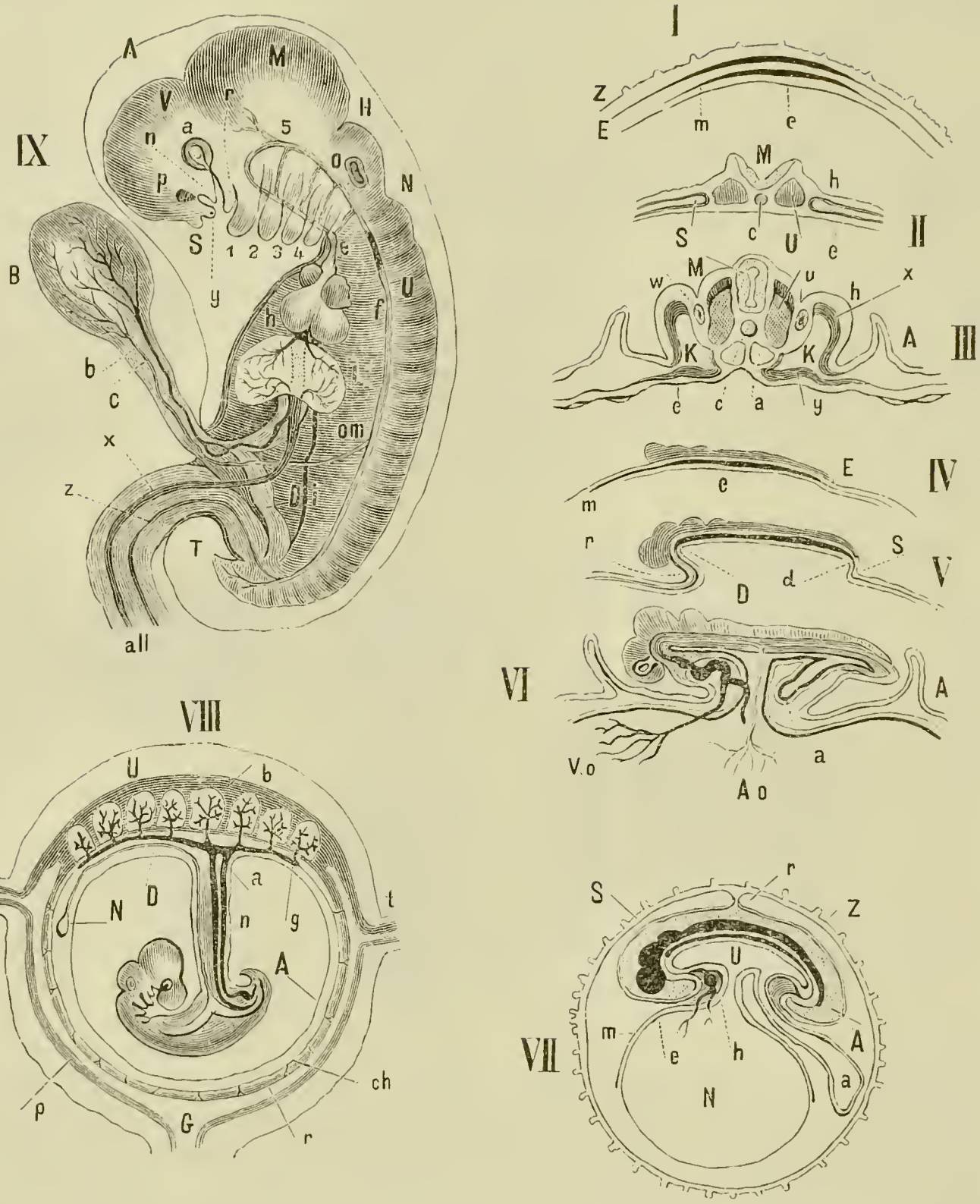
Hypo-,

Aus dem Hypoblast bildet sich die epitheliale Auskleidung des Darmrohres einschließlich der Zellen der durch Ausstülpung aus dem Darmrohre hervorgegangenen Drüsen.

Mesoblast,

Aus dem Mesoblast entwickelt sich die willkürliche Körpermuskulatur, das Epithel der Leibeshöhle, die Geschlechtszellen (Eier- und Samenzellen), die epithelialen Bestandteile der Geschlechtsdrüsen, der Nieren und deren Ausführungswege.

Fig. 308.



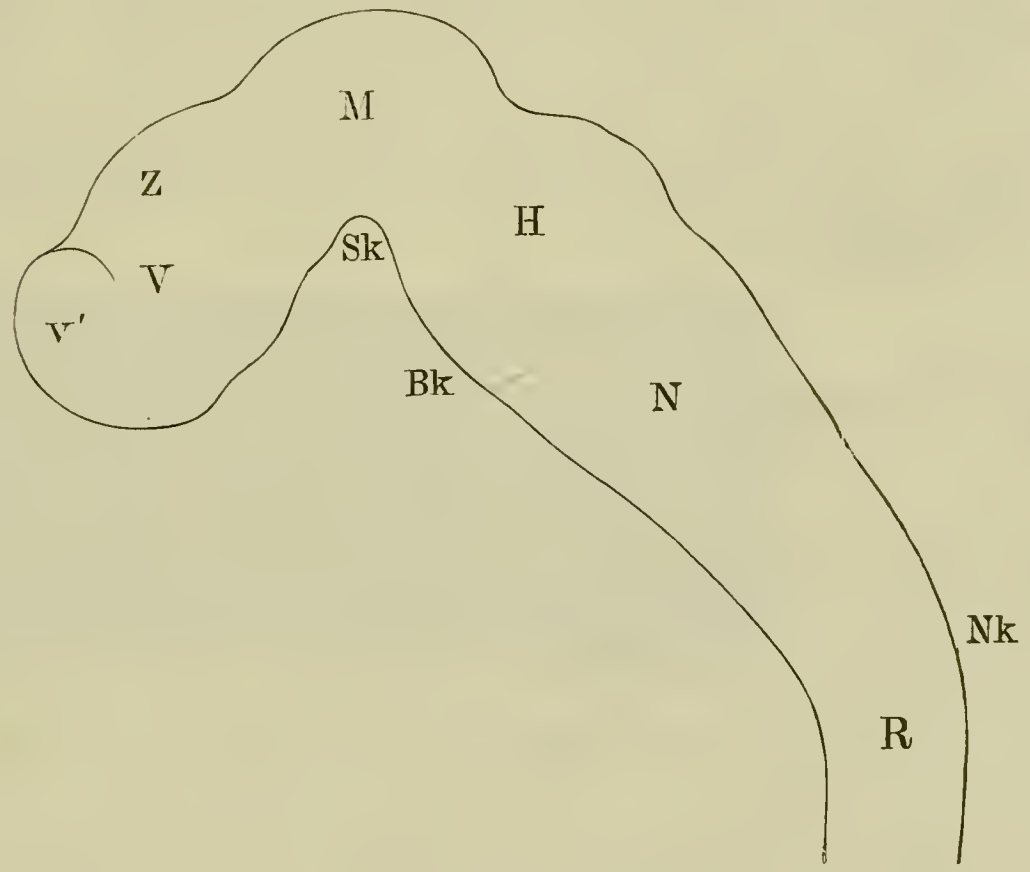
I Die drei Keimblätter des Säugetiereies. *Z* Zona pellucida. *E* Epiblast. *m* Mesoblast. *e* Hypoblast. — *II* Querschnitt vom Hühnchen (mit 6 Ursegmenten) vom 1. Tage: *M* Rückenfurche. *h* Hornblatt. *U* Ursegmente. *c* Chorda dorsalis. *S* Die in 2 Lamellen gespaltenen Seitenplatten. *e* Hypoblast. — *III* Querschnitt vom Hühnchen vom 2. Tage, in der Gegend hinter dem Herzen. *M* Medullarrohr. *h* Hornblatt. *u* Ursegmente. *c* Chorda. *w* *Wolff*'scher Gang. *K* Koelom. *x* Hautplatte. *y* Darmfaserplatte. *A* Amnionfalte. *a* Aorta. *e* Hypoblast. — *IV* Schema der ersten Embryonalanlage im Längsschnitt. — *V* Schema des beginnenden Abschnürungsprozesses. *r* Kopfkappe. *D* Kopfdarmhöhle. *S* Schwanzkappe. *d* Schwanzdarmhöhle in erster Bildung. — *VI* Schematischer Längsschnitt durch den Embryo nach der Abschnürung. *Ao* Art. omphalomesaraica. *Vo* Vena omphalomesaraica. *a* Allantoisanlage. *A* Amnionfalte. — *VII* Schematischer Längsschnitt durch ein menschliches Ei. *Z* Zona pellucida. *S* Seröse Hülle. *r* Zusammenstoß der Amnionfalten. *A* Amnionhöhle. *a* Allantois. *N* Nabelbläschen. *m* Mesoblast. *h* Herz. *U* Urdarm. — *VIII* Schematischer Durchschnitt durch den schwangeren Uterus zur Zeit der Placentarbildung. *U* Muskelwand des Uterus. *p* Schleimhaut desselben sive Decidua vera. *b* Placenta materna sive decidua serotina. *r* Decidua reflexa. *ch* Chorion. *A* Amnion. *n* Nabelstrang. *a* Allantoisblase nebst Urachus. *N* Nabelbläschen mit *D*, dem Ductus omphalomesaraicus. *tt* Tubenöffnungen. *G* Cervicalkanal. — *IX* Menschlicher Embryo zur Zeit der Kiemenbögen (schematisch): *A* Amnion. *V* Vorderhirn. *M* Mittelhirn. *H* Hinterhirn. *N* Nachhirn. *U* Ursegmente. *a* Auge. *p* Nasengrube. *S* Stirnfortsatz. *y* innerer Nasenfortsatz. *n* äußerer Nasenfortsatz. *r* Oberkieferfortsatz des 1. Kiemenbogens. *1*, *2*, *3*, *4* die 4 Kiemenbögen mit den zwischenliegenden Spalten. *o* Ohrbläschen. *h* Herz mit *e*, der primitiven Aorta, welche sich in die 5 Aortabögen teilt. *f* absteigende Aorta. *om* Art. omphalomesaraica. *b* die gleiche Arterie auf dem Nabelbläschen *B*. *c* Vena omphalomesaraica. *L* Leber mit den Venae advehentes und revehentes. *D* Darm. *i* Cava inferior. *T* Steiß. *all* Allantois mit *z*, einer Art. umbilicalis und *x*, der Vena umbilicalis.

Als ein eigenartiges Gewebe bildet sich schließlich noch, hauptsächlich aus dem Mesoblast, zwischen den Keimblättern das Mesenchym (vgl. pag. 905). Aus diesem entstehen die Binde- und Stützsubstanzen des Körpers (Bindegewebe, Knorpel, Knochen), Gefäße und Blut, lymphoide Organe, unwillkürliche Muskulatur. *Mesenchym.*

354. Bildungen aus dem Ektoblast.

Auf dem Ektoblast bildet sich beim Säugetier wie beim Vogel vor dem Primitivstreifen und der Zeit nach später eine längliche Furche aus *Bildungen aus dem Ektoblast.*

Fig. 309.



Seitenansicht des Gehirnes eines menschlichen Embryo (nach *His*).
V primäre Vorderhirnblase. *V'* sekundäre Vorderhirn- oder Hemisphärenblase. *Z* Zwischenhirnblase. *M* Mittelhirnblase. *H* Hinterhirnblase. *N* Nachhirnblase. *R* Rückenmarksanteil des Medullarrohres. *Nk* Nackenkrümmung. *Bk* Brückenkrümmung. *Sk* Scheitelkrümmung (vordere).

(Fig. 306, *IV* und Fig. 307, *D*), deren begrenzende Ränder vorn gebogen ineinander übergehen, hinten jedoch zunächst etwas divergent nebeneinander verlaufen: die Medullar- oder „Rückenfurche". Weiterhin wachsen die sie begrenzenden Ränder, die Medullar- oder Rückenwülste, mit ihren freien Kanten einander entgegen und stoßen endlich in der Medianlinie unter Bildung einer linearen Verwachsung zusammen. So entsteht aus der Furche ein Rohr, das Medullarrohr (Fig. 308, *II, III*). Die dem Lumen des Rohres zunächst liegenden Zellen werden zu den flimmernden Cylinderzellen des Centralkanales des Rückenmarkes, die übrigen Zellen liefern die Ganglien des Centralnervensystems und ihre Ausläufer. Am Kopfteile erweitert sich das Medullarrohr zu folgenden, hintereinander in abnehmender Größe liegenden Auftreibungen: das Vorderhirn = Prosencephalon (Anlage des Großhirns), das Mittelhirn = Mesencephalon (Vierhügel), das Hinterhirn = Metencephalon (Kleinhirn) und das allmählich in das Rückenmark übergehende Nachhirn = Myelencephalon (Oblongata) (Fig. 308, *IV* u. *V*, Fig. 307 *F*, Fig. 309). Unter dem Hinterhirn im Be- *Medullarrohr.* *Die vier Gehirnblasen.*

reiche des Nachhirns schließt sich die Furche nicht, es bleibt hier ein offener Eingang zu dem hier liegenden unteren Teil des vierten Ventrikels (Calamus scriptorius). Am Schwanzende zeigt sich eine Erweiterung des Medullarrohres, die Lendenanschwellung. (Hier bleibt beim Vogel die Rückenfurche ebenfalls dauernd offen und liefert den Sinus rhomboidalis.)

Schwund des Primitivstreifens.

Während so das Medullarrohr sich bildet, fällt der Primitivstreifen allmählich mehr und mehr dem Schwunde anheim und vergeht endlich vollständig (Fig. 307 *F*).

Gehirnkrümmungen.

Das Medullarrohr verharrt nicht in gerader Richtung, sondern es krümmt sich, und zwar an der Grenze des Rückenmarks und der Oblongata (Nackenkrümmung), ferner an der Grenze des Nachhirns und Hinterhirns (Brückenkrümmung), endlich fast rechtwinklig zwischen Mittelhirn und Vorderhirn (Scheitelkrümmung). Anfangs sind alle Gehirnblasen ohne Sulci und Gyri. Aus der Vorderhirnblase wächst jederseits eine gestielte hohe Blase hervor (Fig. 308. *VI, IX*), die primäre Augenblase. — Der ganze übrige Teil des Ektoblast liefert die Epidermoidalschicht des Leibes und heißt Hornblatt. Man unterscheidet schon früh das Stratum corneum und das *Malpighi*sche Netz (§ 183); aus ersterem gehen Haare, Nägel, Federn usw. hervor.

Primäre Augenblase.

Hornblatt.

355. Bildungen aus dem Hypoblast und Mesoblast.

Das Mesenchym.

Hypoblast.

Vom Hypoblast bildet sich nach oben hin eine strangförmige Zellenanordnung, welche der Länge nach unter der Rückenfurche gelegen ist: die Chorda dorsalis (Fig. 308, *II, III, c*). Beim Menschen ist sie relativ dünn. Sie bildet den Grundstock der Wirbelsäule, um welchen sich die Substanz der Wirbelkörper späterhin so anlagert, daß die Chorda wie die Schnur durch eine Reihe von Perlen hindurchzieht. Nach ihrer Anlage umgibt sich die Chorda alsbald mit einem doppeltscheidenartigen Überzuge.

Chorda dorsalis.

Chordascheide.

Weitere Bildungen kommen aus dem Hypoblast um diese Zeit noch nicht zustande; er lagert vielmehr als eine einzellige dünne Schicht unmittelbar den Darmfaserplatten (siehe unten) an.

Die Chorda beginnt von der vorderen knotenförmigen Anschwellung des Primitivstreifens sich zu bilden und wächst dann kopfwärts vor. Sie stellt anfänglich ein Rohr dar (Chordakanal), welches hinten in der Primitivrinne sich eröffnet, später ebenso in die Dotterhöhle hinein durchbricht. — Die Chorda kommt außer allen Vertebraten auch den Ascidien (Seescheiden) während ihrer Entwicklung zu, doch geht sie hier schon frühzeitig wieder unter.

Mesoblast.

Zu beiden Seiten der Chorda gruppieren sich die Zellen des Mesoblasts zu würfelförmigen, stets paarweise hintereinander auftretenden Bildungen: den Ursegmenten (Fig. 308, *II U* u. *III u* und Fig. 307 *F, us*). Man kann später an jedem Ursegment einen zelligen Rinden- und einen Kernbezirk unterscheiden. Der peripherisch von den Urwirbeln liegende Teil des Mesoblasts, die Seitenplatten (Fig. 308, *II S*), liefern durch die Dehiscenz ihrer Zellenlager zwei Lamellen (*Casp. Fr. Wolff*, 1768), welche gegen die Ursegmente hin durch die Mittelplatten vereinigt bleiben. Der so entstandene Raum innerhalb der Seitenplatten heißt die Pleuroperitonealhöhle oder das Coelom (*III, K*). Die obere Lamelle der gespaltenen Seitenplatte lagert sich innig an den Ektoblast und heißt Hautfaserplatte (Fig. 308, *III, x*), die innere tritt an den Hypoblast heran und wird Darmfaserplatte (*III, y*) genannt. Die einander zugewandten

Ursegmente.

Seitenplatten.

Mittelplatten.

Coelom.

Hautfaserplatte,

Darmfaserplatte.

Flächen dieser beiden Platten lassen auf sich das flache Endothel des großen Pleuroperitonealraumes entstehen. An der dem Coelom zugewandten Fläche der Mittelplatten verbleiben cylindrische Zellen, das „Keimepithel“, von welchem sich die Keimzellen ableiten: die Ureier (pag. 880) und die Ursamenzellen (pag. 878).

Die Untersuchungen namentlich der Gebrüder *Hertwig*[91] haben ergeben, daß bei niederen Vertebraten (Amphioxus, Triton) die Chorda dorsalis und die beiden Wandungen der Coelomhöhle durch Ausstülpungen aus dem Hypoblast entstehen, wie Fig. 310 es in schematischem Aufriß zeigt. In *I* ist der Beginn der mittleren Ausstülpung (für die Chorda) und der beiden seitlichen (für die Wandungen des Coeloms) noch in weit offener Verbindung mit dem Hypoblast. In *II* verengt sich die Stelle der Ausstülpungen; — in *III* hat sich die Chorda (die nunmehr unter dem gleichfalls abgeschnürten Medullarrohr liegt) völlig abgelöst und erscheint im Querschnitte als rundlicher Körper. In gleicher Weise haben die Wandungen der Coelomhöhle sich abgesondert, sie zeigen die Anlage der Ursegmente und ihre zwei Platten, die Hautfaser- und Darmfaserplatte; zwischen beiden ist die große Leibeshöhle ausgedehnt. So hat das Darmrohr und die Leibeshöhle je eine selbständige Wandung erhalten.

Zwischen den drei Keimblättern, deren Zellen ein epitheliales Gefüge zeigen, entwickelt sich frühzeitig ein in seinem histologischen Charakter abweichendes Gewebe: das Zwischengewebe oder Mesenchym. *Mesenchym.* Dasselbe wandelt sich später in die verschiedenen Arten des Stützgewebes: Bindegewebe, Knorpel, Knochen, Lymphgewebe usw. um. Der Ursprung des Mesenchyms geht von verschiedenen Stellen aus, hauptsächlich aber vom Mesoblast. Derjenige Teil der Ursegmente, welcher der Chorda zugekehrt ist, erfährt eine starke Zellvermehrung und wird nun Sklerotom genannt [im Gegensatz zu dem übrigen Teil, dem Myotom]. Von hier aus scheiden nun Zellen in großer Zahl aus dem Epithelverbande aus und wandern durch aktive Bewegungen in den Zwischenraum zwischen der inneren Wand des Ursegmentes, der Chorda und dem Medullarrohr. Dieses Mesenchym bildet die Grundlage des Achsenskelets, das skeletogene Gewebe, aus welchem weiterhin die Wirbel entstehen. Die Bildung von Mesenchym findet außerdem noch statt an der Darmfaserplatte: Anlage des Bindegewebes und der glatten Muskulatur des Darms, an der Hautfaserplatte und dem an die Epidermis grenzenden Teil der Ursegmente (der Hautplatte): Anlage der Lederhaut; wahrscheinlich auch noch an anderen Stellen.

Sklerotom, Myotom.

Skeletogenes Gewebe.

Fig. 310.

I *II* *III*

Schema der Bildung der Chorda und des Coeloms durch Ausstülpung aus dem Hypoblast nach Gebr. *Hertwig*.

356. Abschnürung des Embryos. Bildung des Herzens und des ersten Kreislaufes.

Bisher lag der Embryo mit seinen drei Keimblättern in der Ebene der Blätter selbst. Nunmehr hebt (Fig. 308, *V*) sich zuerst der Kopfteil aus der Ebene empor, indem er, frei erhoben, mehr und mehr nach vorn hervor wächst. Es entsteht somit vor und unter dem Kopfe eine Ein-

Emporheben des Kopfes.

Kopfkappe. buchtung der Keimblätter, welche Kopfkappe genannt wird *(V, r)*. Der hervorgehobene Kopfteil selbst ist im Innern hohl und man kann von dem Innenraum der Keimblase in den hohlen Kopfraum hineingelangen. Letzteren *Kopfdarmhöhle.* nennt man Kopfdarmhöhle *(V, D)*, den Eingang zu derselben die vordere Darmpforte. Die Bildung der Kopfdarmhöhle durch Emporhebung des Kopfes aus der Ebene der Keimblätter findet beim Hühnchen schon mit dem 2. Tag statt (beim Hunde am 22. Tage). Ganz ähnlich, nur etwas später (beim Hühnchen am 3. Tage, beim Hunde am 24. Tage), geht die analoge Bildung des Schwanzteiles vor sich, wodurch auch dieser sich frei hervor- *Schwanzkappe und Schwanzdarmhöhle.* hebt unter Bildung der Schwanzkappe *(S)* und der Schwanzdarmhöhle *(d)*, zu welcher die hintere Darmpforte führt. Der embryonale Körper hängt so mittelst eines, anfangs noch weit offenen Stieles mit der Keimblase zusammen. Dieser Stiel heißt Nabelblasendarmgang = *Ductus omphalomesaraicus.* Ductus omphalomesaraicus sive vitellointestinalis. Die an ihm hängende, säckchenartige Keimblase heißt man bei Säugern Nabelbläschen *(VII, N)*, während der analoge, viel größere Sack beim Vogel, welcher Ernährungs- *Dottersack oder Nabelbläschen.* material vom gelben Dotter in sich faßt, Dottersack genannt wird. Der Ductus omphalomesaraicus wird im weiteren Verlaufe enger und obliteriert schließlich (Hühnchen 5. Tag); dort, wo er sich an der Bauchwand inseriert, *Nabel.* entsteht so der Bauchnabel, dort, wo er sich an dem Urdarm inseriert, der Darmnabel.

An der ventralen Seite des Kopfdarmes und Schwanzdarmes ist eine Stelle, an welcher der Mesoblast fehlt, an der also Epi- und Hypoblast sich berühren: Pharyngealmembran und Kloakenmembran. Hier findet später die Eröffnung zur Bildung der Mund- und Afterhöhle statt.

Noch bevor dieser Abschnürungsprozeß zur Entwicklung kommt, entsteht von demjenigen Teile der Darmfaserplatte, welcher unten die Kopf- *Herzanlage.* darmhöhle begrenzt, die Anlage des Herzens, beim Hühnchen mit Abschluß des ersten Tages als rhythmisch bewegtes Pünktchen (στιγμὴ κινουμένη des *Aristoteles*, Punctum saliens); bei Säugern jedoch viel später.

Das Herz (Fig. 308, *VI*) entsteht als eine, aus Zellen gebildete, hohle, blasige Knospe der Darmfaserplatte (ursprünglich als paarige Bildung, *His*[92]). Bald erweitert sich seine Höhle, es wächst, suspendiert an einer mesenterialfaltenartigen Duplicatur (Mesocardium), in das Coelom hinein, dessen in der Umgebung des Herzens liegender Teil nun die Herzhöhle (Fovea cardiaca) genannt wird. Das Herz nimmt weiterhin eine länglich schlauchförmige Gestalt an, deren Aortenteil nach vorn, deren venöser Teil nach hinten gerichtet ist; dann erfährt es eine leichte *f*-förmige Krümmung (Fig. 316, *I*). Von der Mitte des zweiten Tages an schlägt das Herz beim Hühnchen regelmäßig, etwa 40mal in einer Minute.

Die primitiven Aorten. Vom vorderen (Aorta-) Ende des Herzens geht aus dem Bulbus aortae die Aorta hervor, welche sich vorwärts begibt und, in zwei Bögen gespalten (primitive Aorten), dann unter den Hirnblasen sich krümmt und rückwärts vor den Ursegmenten niedersteigt. Beide primitiven Aorten endigen anfangs am Schwanzende des Embryos blind. Gegenüber dem Ductus omphalomesaraicus entsendet jede primitive Aorta beim Hühnchen je eine, bei Säugern mehrere (Hund 4—5) Arteriae omphalomesaraicae (Fig. 308, *VI, Ao*), welche sich innerhalb des Mesoblasts auf dem Dottersacke, beziehungsweise dem Nabelbläschen, in ein reiches Netzwerk von Gefäßen verteilen. Aus diesen sammeln sich rückwärts ziehend (beim Vogel aus dem Sinus terminalis der späteren Vena terminalis der Area vasculosa entspringend) die Venae omphalomesaraicae *(Vo)*, welche am

Ductus emporsteigen und mit zwei Stämmen in die beiden venösen Schenkel des Herzens einmünden. So ist der „erste Kreislauf“ geschlossen. Derselbe hat die Bedeutung, dem Embryo Ernährungsmaterial zum Wachstume und Sauerstoff zuzutragen. Letzterer tritt beim Vogel durch die poröse Eischale aus der Luft, ersteres birgt bis zum Ende der Brutzeit der Dottersack. Beim Säuger werden beide von den Gefäßen der Uterinschleimhaut an das Ei geliefert. Beim Vogel wird wegen der Aufzehrung des Dottersackinhaltes das Kreislaufsterrain stetig verkleinert; schließlich schlüpft gegen Ende der Bebrütung das kleiner gewordene Dottersäckchen in die Leibeshöhle hinein (*Stenon* 1664). Auf dem Nabelbläschen der Säuger geht der Kreislauf meist schon in früher Zeit wieder unter, und das Nabelbläschen wird zu einem winzigen Appendix, während der zweite Kreislauf zum Ersatze des Nabelbläschenkreislaufes sich ausbildet (§ 359). — Die ersten Gefäße bilden sich beim Vogel außerhalb des Embryonalkörpers in der Area vasculosa schon im letzten Viertel des ersten Tages, noch bevor vom Herzen etwas zu sehen ist. Die Gefäße entstehen aus gefäßbildenden Zellen der zuerst isoliert auftretenden, dann konfluierenden „Blutinseln“, deren Abstammung noch unentschieden ist; sie sind anfangs solide und werden später hohl (vgl. § 16). Beim Säugetier (Schaf) erscheinen die ersten Gefäße gleichfalls außerhalb des Embryos: die ersten Blutkörperchen bilden sich im Gebiete des Gefäßhofes als Produkt des Endothels.

Erster oder Dottersack- oder Nabelblasen-Kreislauf.

Bildung der ersten Gefäße.

357. Weitere Ausbildung des Leibes.

Die weiteren Bildungsvorgänge, welche zur typischen Ausbildung der Leibesform führen, sind die folgenden:

1. Das Coelom gewinnt mehr und mehr an Ausdehnung, und es tritt hierdurch um so deutlicher die Differenzierung zwischen Leibeswand und dem Darmrohr hervor. Letzteres rückt mehr von den Ursegmenten ab, indem sich die Mittelplatten zu einer beginnenden Gekrösebildung verlängern. Die Leibeswand, welche zunächst noch aus dem Hornblatt und der äußeren Lamelle der Seitenplatte besteht (Hautfaserplatte), erfährt eine Verdickung, indem von der Muskelplatte (s. unten) her die Muskelanlage in die Leibeswand hineinwächst.

Selbständige Wand des Leibes und des Darmrohres.

2. Die Ursegmente sondern sich in das Sklerotom und Myotom (Muskelplatte) (vgl. pag. 905). Das vom Sklerotom aus sich bildende skeletogene Gewebe tritt nun mit dem der anderen Seite zusammen, indem beide sowohl die Chorda völlig umwachsen (Membrana reuniens inferior, beim Hühnchen am 3., beim Kaninchen am 10. Tage), als auch das Medullarrohr umschließen (M. reuniens superior, beim Hühnchen am 4. Tage). So ist vor dem Medullarrohr eine Verschmelzung des skeletogenen Gewebes entstanden, welche die Chorda einschließt: diese bildet den Grundstock der Wirbelkörper. Die zwischen Muskelplatten nebst Hornblatt einerseits und dem Medullarrohr andrerseits eingeschobene M. reuniens superior stellt die Anlage der gesamten Wirbelbögen nebst den zwischen denselben liegenden Ligamenta interarcuata dar.

Membranae reunientes.

In seltenen Fällen unterbleibt die Bildung der M. reuniens superior: alsdann ist hinten das Medullarrohr nur von dem Hornblatt überkleidet, entweder in ganzer Ausdehnung oder nur an beschränkter Stelle. Diese Hemmungsbildung heißt Spina bifida (am Kopfe Hemicephalie). *Spina bifida.*

Zu den großen Seltenheiten gehört das Unterbleiben der Ausbildung der Membrana reuniens inferior. Diese Hemmungsbildung hat die dauernde Spaltung der Wirbelkörper in zwei seitliche Hälften zur Folge. *Spaltung der Wirbelkörper.*

Anlage der Wirbelsäule. Die auf diese Weise entstandene Anlage der Wirbelsäule wird als häutige Wirbelsäule bezeichnet. Über die Bildung der knorpeligen und weiterhin der knöchernen Wirbelsäule vgl. § 360.

Aus dem Myotom (Muskelplatte) entwickelt sich die quergestreifte Körpermuskulatur.

Schlundspalten und Schlundbögen. 3. In den Seiten des Halsteiles entstehen jederseits 4 spaltenförmige Öffnungen: die Schlundspalten oder Kiemenspalten. Oberhalb der Spalten liegen Vertiefungen der Seitenwand, die Schlundbögen oder Kiemenbögen (beim Hühnchen am Ende des 3. Tages ausgebildet). Die Spalten entstehen durch einen Durchbruch des Vorderdarmes [der jedoch beim Hühnchen, Säugetier und Menschen vielleicht nicht immer erfolgt] von innen her, und sie werden mit Hypoblastzellen umsäumt. Auf den Kiemenbögen oberhalb und unterhalb jeder Spalte verlaufen jederseits die bis auf 5 vermehrten Aortenbögen (Fig. 308, *IX*). Diese Bildungen sind nur bei Fischen dauernd. Beim Menschen verwachsen alle Spalten bis auf die oberste, aus welcher der Gehörgang, die Paukenhöhle und Tube sich umbilden. Die 4 Kiemenbögen werden später größtenteils zu anderen Bildungen umgeformt (§ 360).

Urmundöffnung und After. In der Mittellinie unter dem Vorderhirn ist eine dünne Stelle vorhanden; hier (im Bereiche der Pharyngealmembran, pag. 906) entsteht erst eine Einbuchtung mit wallartiger oder kraterrandförmiger Umgebung, dann ein Durchbruch: die Urmundöffnung (welche noch Mund und Nase zusammen umfaßt). Später bricht am Steißende (im Bereiche der Kloakenmembran) ein Grübchen in den Enddarm durch, der *Atresia ani.* After. Unterbleibt dies, so entsteht die Hemmungsbildung der Atresia ani. — Am Darme entstehen als Ausstülpungen des primären Darmrohres, und zwar sämtlich vom Hypoblast und der anliegenden Darmfaserplatte gebildet: die Lungen, die Leber, das Pankreas, die Blinddärmchen (beim Vogel) und die (später zu besprechende) Allantois. — Die Extremitäten treten an dem anfangs gliederlosen Körper als kurze Stummeln hervor.

Ausstülpungen des Darmes.

Extremitäten.

358. Bildung des Amnion und der Allantois.

Entstehung des Amnion. Während des Abschnürungsprozesses des Embryos entsteht zuerst (am Ende des 2. Tages beim Hühnchen) vor dem Kopfe eine faltenartige Erhebung, bestehend aus dem Ektoblast und der äußeren Lamelle des Mesoblasts und stülpt sich kapuzenartig als Kopfscheide über den Kopfteil des Embryos (Fig. 308, *VI, A*). Später und langsamer entstehen so die Schwanzscheide von hinten her und endlich auch zwischen diesen beiden als seitliche Falten die Seitenscheiden (Fig. 308, *III, A*). Indem alle Falten gegen den Rücken des Embryos hinstreben, verwachsen sie schließlich zu der Amnionnaht (am 3. Tage, Hühnchen).

So entstehen über dem Rücken des Embryos zwei Hüllen: eine innere, das Amnion, welches die Amnionhöhle mit dem Amnionwasser oder Fruchtwasser (Fig. 308, *VII, A*) umschließt, und eine äußere, die seröse Hülle *(S)*, welche der Zona pellucida *(Z)* anliegt. Auch bei den Säugern entwickelt sich das Amnion sehr früh und ganz ähnlich wie beim Vogel (Fig. 308, *VII, A*).

Chemie des Fruchtwassers des Menschen. Das Amnionwasser[93] — eine klare, seröse, alkalische (in ganz frischem Zustande neutrale, *Prochownik*[94]) Flüssigkeit, spec. Gewicht 1007—1008, enthält außer Epithelien, Lanugohaaren, $^1/_2$—$2\,^0/_0$ Fixa. Darunter ist etwas Eiweiß ($^1/_{10}$—$^1/_3\,^0/_0$). Schleim, Globulin,

ein vitellinartiger Körper, Zucker (nicht beim Menschen, sondern nur bei Tieren. Der Zucker in der Amnion- und Allantoisflüssigkeit des Rindes, Schweines und der Ziege ist nach *Gürber* u. *Grünbaum*[95] in der Hauptsache Lävulose), Allantoin, Harnstoff, kohlensaures Ammonium (wohl aus Harnstoff umgesetzt), manchmal Milchsäure und Kreatinin, Kochsalz als hauptsächliches anorganisches Salz, Sulfate und Phosphate nur in geringen Mengen. Das Amnionwasser beträgt um die Mitte der Schwangerschaft 1—1,5 *kg*, am Ende 0,5 *kg*.

Entstehung des Fruchtwassers.

Das Fruchtwasser ist fötalen Ursprunges, wie das Vorkommen bei den Vögeln zeigt. Bei Säugern trägt wohl der Harn des Foetus von der 2. Hälfte der Schwangerschaft an zur Bildung bei. Da der fötale Harn eine geringere molekulare Konzentration hat als das Blut, so wird dadurch auch die molekulare Konzentration des Fruchtwassers heruntergedrückt: die Gefrierpunktserniedrigung ist konstant geringer als die des Blutes, im Mittel um 0,055° (*Zangemeister* u. *Meissl*[96], vgl. *Grünbaum*[97]). [Beim Rinde, bei welchem Allantoisflüssigkeit und Amnionwasser dauernd getrennt bleiben, ist ersteres als fötaler Harn, letzteres als Transsudat aufzufassen (*Doederlein*[98]).] Nach *Kreidl* u. *Mandl*[99] soll dagegen die fötale Niere zwar funktionsfähig sein, aber doch nur selten oder unter abnormen Bedingungen secernieren, so daß der fötale Harn keinen wesentlichen Bestandteil des Fruchtwassers darstellt. *Polano*[100] faßt das Fruchtwasser als Sekret des amniotischen Epithels auf (vgl. *Mandl*[101]). Das Fruchtwasser schützt den Foetus gegen äußere Insulte, ebenso die Gefäße der Eihäute, es gestattet den Gliedern freie Bewegung und schützt sie vor Verwachsung; endlich ist es wichtig zur Dilatation des Muttermundes beim Gebärakt. — Das Amnion ist (beim Hühnchen von 7. Tage an) contractionsfähig; dies beruht auf glatten Muskelfasern, die sich in der Hautplatte (Mesoblastanteil) entwickeln.

Bedeutung des Fruchtwassers.

Bildung der Allantois.

Aus der vorderen Endfläche des Schwanzdarmes wächst anfangs als kleines Doppelhöckerchen, dann hohl werdend, ein blasiges Säckchen hervor (Fig. 308, *VII, a*), welches in die Coelomhöhle hineinragt: die Allantois — oder der Harnsack (beim Hühnchen vor dem 5. Tage, beim Menschen in der 2. Woche). Als echte Ausstülpung des Enddarmes hat die Allantois 2 Schichten: die vom Hypoblast und die Darmfaserschicht. Von beiden Seiten treten auf den Sack aus der Arteria hypogastrica je eine Arteria allantoidis s. umbilicalis, die sich auf der Oberfläche des Sackes verästeln. Die Allantois wächst (einer stetig sich anfüllenden Harnblase vergleichbar) vor dem Enddarme in der Leibeshöhle gegen den Nabel hin und endlich aus diesem (neben dem Ductus omphalomesaraicus) hinaus, samt ihren Gefäßen *(VII, a)*, und zeigt nun beim Vogel und Säuger ein verschiedenes Verhalten.

Verhalten der Allantois beim Vogel.

Beim Vogel entfaltet die Allantois, nachdem sie aus dem Nabel hervorgetreten ist, ein exzessives Wachstum, indem sie nach kurzer Zeit die ganze innere Eischale als gefäßhaltiger Sack auskleidet. Ihre Arterien, anfangs Äste der primitiven Aorta, erscheinen mit der Entwicklung der Hinterextremitäten als Äste der Hypogastricae. Aus den zahlreichen Capillaren der Allantois gehen zwei Venae allantoidis s. umbilicales hervor. Diese treten in den Nabel zurück und münden, anfänglich vereint mit den Venae omphalomesaraicae, in die venösen Schenkel des Herzens ein. Beim Vogel hat dieser Allantoiskreislauf (oder zweiter Kreislauf) den Zweck der Atmung, indem seine Gefäße durch die poröse Schale den Gasaustausch unterhalten. Es löst somit dieser Kreislauf die respiratorische Funktion des Dotterkreislaufes allmählich ab, weil der stetig an Größe abnehmende Dottersack keine hinreichend große respiratorische Fläche mehr bieten kann. Gegen das Ende der Bebrütung kann der Vogel bereits in der Schale atmen und piepen *(Aristoteles)*, ein Zeichen, daß die respiratorische Funktion der Allantois wenigstens zum Teil von den Lungen übernommen wird. — Die Allantois ist ferner noch das Ausführungsorgan der Harnbestandteile. In die Höhle derselben münden nämlich bei Säugern die Ausführungsorgane der Urnieren: die *Wolff*schen Gänge (bei Vögeln und Schlangen, die eine Kloake besitzen, in die hintere Wand der Kloake). Die Urniere, aus vielen Glomerulis bestehend, führt ihr Sekret durch den *Wolff*schen Gang in die Allantois (beim Vogel in die Kloake) und das Sekret gelangt durch die Allantois aus dem Nabel hinaus in den peripheren Teil des Harnsackes. — Vom 8. Tage an ist die Allantois des Hühnchens contractil durch Faserzellen, die von dem Darmfaserplattenanteil stammen.

Die Allantois bei Säugern.

Bei Säugern und beim Menschen ist das Verhalten der Allantois ein teilweise anderes. Aus dem Anfangsteil bildet sich die Harnblase, — von deren Vertex der anfangs noch offene Urachus als Rohr aus dem

Nabel hinausleitet (Fig. 308, *VIII, a*). Der außerhalb des Bauches liegende Blindsack der Allantois ist bei einigen Tieren mit etwas harnartiger Flüssigkeit gefüllt. Doch geht beim Menschen dieses Säckchen im Verlaufe des zweiten Monates unter. Es bleiben hier nur die Gefäße, die in dem Darmfaserplatten-Anteil der Allantois liegen. (Bei einigen Tieren wächst jedoch das Allantoissäckchen weiter, ohne zu verkümmern, und führt dann von der Blase durch den Urachus eine alkalische, trübe Flüssigkeit, die etwas Albumin, Zucker, Harnstoff und Allantoin enthält.] — Das Verhalten der Allantoisgefäße soll im Zusammenhange mit den Eihäuten beschrieben werden.

359. Menschliche Eihäute. Placenta. Fötaler Kreislauf.

Wenn das befruchtete Ei in den Uterus gelangt, so wird es hier von einer besonderen Hülle umschlossen, welche *Will. Hunter* (1775) als Membrana decidua — beschrieb, weil sie bei der Geburt mit ausgestoßen wird. Man unterscheidet nun zunächst die Decidua basilaris sive vera — (Fig. 308, *VIII, p*), welche nichts anderes als die verdickte, sehr blutreiche, gelockerte und nur lose an der Uterinwand befestigte Schleimhaut des Uterus ist. Von dieser aus bildet sich um das Ei eine besondere Umwucherung, welche dasselbe wie in eine schwalbennestförmige Tasche aufnimmt; diese dünnere Haut heißt Decidua capsularis sive reflexa — *(VIII, r)*. Im 2.—3. Monate ist noch außerhalb der Reflexa ein Raum im Uterus; im 4. Monate ist die ganze Höhle vom Ei nebst der Reflexa eingenommen. An einer Stelle liegt somit das Ei der Uterinschleimhaut (Decidua basalis sive vera) direkt an, im größten Umfange jedoch der Reflexa; an ersterer Stelle bildet sich später die Placenta — oder der Mutterkuchen.

Decidua vera.

Decidua reflexa.

Bau der Deciduae. Die deciduale Schwellung und Auflockerung der Uterusschleimhaut setzt sich in die Schleimhaut der Tuben und des Cervicalkanals fort; die Schleimhaut ist im 3. Monat 4—7 *mm* dick, im 4. Monat nur 1—3 *mm*, trägt kein Epithel mehr, ist reich an Gefäßen, besitzt Lymphräume um die Drüsen und Gefäße und führt in ihrem lockeren Gewebe große rundliche Zellen (Decidualzellen), die sich in der Tiefe oft in Spindel- und Faserzellen umwandeln, daneben Leukocyten. Die Uterindrüsen, welche im Anfange der Schwangerschaft mächtig entwickelt sind, gehen vom 3.—4. Monat eine Umwandlung ein zu zellenlosen, weiten, buchtigen Schläuchen, die in den letzten Monaten undeutlich werden und in denen das Epithel gegen die Tiefe hin mehr und mehr schwindet. — Die Reflexa, viel dünner als die Vera, hat von der Mitte der Schwangerschaft an kein Epithel mehr und ist ohne Gefäße und Drüsen. Gegen Ende der Schwangerschaft verkleben beide Deciduae völlig miteinander.

Die Decidua basilaris und ebenso die Placenta uterina bestehen aus einer, bei der Geburt sich ablösenden, kompakteren Schicht (Pars caduca) und aus einer tieferen spongiösen, in welcher der Ablösungsvorgang erfolgt und von der ein Teil auf der Oberfläche der Muscularis zurückbleibt (Pars fixa). Aus letzterem erfolgt die Wiedererzeugung der neuen Uterusschleimhaut nach der Geburt.

Implantation des Eies im Uterus. Nach neueren Untersuchungen (*Peters*[102], *Graf Spee*[103]) vollzieht sich die Implantation des Eies im Uterus in folgender Weise. Das Ei zerstört an der Stelle, an welcher es der Uterusschleimhaut anliegt, das Epithel derselben und dringt in das subepitheliale Bindegewebe hinein. Der an der Einbettungsstelle befindliche Rand der Schleimhaut verdickt sich weiterhin und schiebt sich über das Ei hinüber. Die Bildung des Amnion bringt es nun mit sich, daß, nachdem der Verschluß desselben erfolgt ist, eine besondere, vom Ektoblast abstammende, völlig geschlossene Blase über den Embryo mit Amnion und über die Nabelblase hinweggeht, also dem

Chorion primitivum zunächst liegt. Diese Membran ist die „seröse Hülle“ (Fig. 308, *VII, S*); sie lagert sich nun dicht an das Chorion. — Die aus dem Nabel hervortretende, gefäßhaltige Allantois legt sich dann direkt der Eihaut an; ihr Bläschen vergeht beim Menschen im 2. Monat, aber ihre gefäßreiche Schicht kleidet, schnell wachsend, die ganze innere Eihöhle aus, wo man sie am 18. Tage findet. Von der 4. Woche bilden nun die Gefäße nebst bindegewebigem Gerüst viele reichlich verästelte Zotten. Jetzt geht die ursprüngliche Eihülle (Prochorion s. Chorion primitivum) unter (beim Hunde wird es resorbiert und dient zur Ernährung) (*Bonnet*[89]). — Wir haben somit nun ein Stadium der allgemeinen Vaseularisation des Chorions: an Stelle des Abkömmlings der Zona pellucida ist jetzt als Eihülle die zottige Gefäßschicht der Allantois getreten, die von den (vom Ektoblast abstammenden) Zellen der serösen Hülle bekleidet ist. Die Chorionzotten wachsen in der Richtung zu den dezidualen Gefäßräumen in die Tiefe. Die Zotten werden von den Gefäßräumen durch 2 Schichten besonderer Zellenlagen getrennt: dem Chorionepithel oder der *Langhans*schen Zellschicht (vom fötalen Ektoderm herrührend) und von einer zweiten vielkernigen, Vakuolen führenden, protoplasmatischen Schicht, in der getrennte Zellen sich nicht nachweisen lassen und die daher als Chorion- oder Zottensyncytium bezeichnet wird. Ob dieses Syncytium fötalen oder mütterlichen Ursprungs ist, ein Umwandlungsprodukt des Chorionepithels oder des Epithels der Uterusschleimhaut darstellt, ist zur Zeit noch strittig. Das Stadium der allgemeinen Vaseularisation dauert aber nur bis zum 3. Monat; alsdann geht die Vegetation der gefäßhaltigen Zotten auf dem ganzen Umfange der Eihaut unter, welcher der Reflexa anliegt. Dagegen werden die Zotten der Eihaut, soweit sie der Vera direkt anliegen, größer und verästelter. So kommt es zu einem Gegensatz zwischen Chorion laeve und frondosum.

Amnion und seröse Hülle.

Wachstum der Allantois.

Stadium der allgemeinen Vascularisation.

Stadium der Beschränkung der Vascularisation.

Chorion laeve et frondosum.

Fig. 311.

Isoliertes Zottenstückchen einer menschlichen Placenta.

Die großen Zotten des Chorion frondosum (Fig. 311) dringen nun tiefer in die Uterinschleimhaut, und zwar zunächst in die Drüsengänge ein, wie Wurzeln in ein gelockertes Erdreich. Von dem Syncytium-Überzuge der Zotten sprießen besonders reichlich im 2.—3. Monat Zellsprossen hervor, welche wohl mit der Ernährung des Embryos im Zusammenhange stehen (*Hofmeier*[104]). Bei dem weiteren Vordringen der Zotten durch die Drüsengänge hindurch durchbohren sie die Wand der anliegenden großen, in ihrem Bau den Capillaren ähnlichen Blutgefäße dieser Stelle, so daß nun die Zotten, vom Blute der Mutter (Uteringefäße) umspült, in diesen kolossalen Deciduacapillaren, den sogenannten intervillösen Räumen, flottieren (Fig. 308. *VIII, b*). Einzelne Zotten wachsen mit knopfförmigen Enden fest mit dem Gewebe der Placenta uterina zusammen und bilden so als „Haftzotten“ ein festes Bindemittel. Hiermit ist die Placenta — gebildet: man unterscheidet an derselben die Pl. foetalis, welche die Gesamtheit der Zotten umfaßt, und die Pl. uterina s. materna, das dem Ei

Placentabildung.

Placenta foetalis et uterina.

anliegende Terrain der Uterusschleimhaut, die hier ganz besonders gefäßreich ist. Beide Teile sind jedoch auch bei der Geburt nicht trennbar. Um den Rand der Placenta verlaufen größere Venengefäße der Mutter, der Randsinus der Placenta.

Atmung und Ernährung des Foetus.

Die Placenta ist das Atmungs- und Ernährungsorgan des Foetus (*Hofbauer*[105], *Kehrer*[106], *L. Zuntz*[107]). Für gut diffundierende Stoffe (Körper mit kleinem Molekulargewicht) ist die Placenta leicht durchgängig, sehr viel schwerer oder überhaupt nicht durchgängig für hochmolekulare Stoffe (vgl. unten). — Der Übertritt von Kohlensäure aus dem Blute des Foetus in das der Mutter, und umgekehrt der Übertritt von Sauerstoff aus dem Blute der Mutter in das des Foetus erfolgt einfach durch Diffusion; die Annahme besonderer vitaler Vorgänge dabei (Gassekretion, vgl. § 89) erscheint nicht erforderlich. Der respiratorische Gaswechsel des Foetus durch die Placenta geht dabei in so vollkommener Weise vor sich, daß während des intrauterinen Lebens unter normalen Verhältnissen niemals eine Erregung des Atemcentrums stattfindet; der Foetus verharrt bis zur Geburt im Zustande der Apnoe (vgl. § 281). — Auch die Salze und ebenso die Kohlehydrate (von denen der Foetus im wesentlichen seinen Stoffwechsel bestreitet; *Hasselbalch*[108]) dürften durch Diffusion von der Mutter auf den Foetus übergehen; allerdings sind in der Placenta auch Glykogen und diastatisches Ferment gefunden worden (s. unten). — Dagegen erfolgt die Aufnahme von Fett und Eiweiß durch den Foetus in der Placenta sehr wahrscheinlich in ähnlicher Weise, wie im Darmkanal, d. h. unter weitgehender Spaltung und nachträglichem Wiederaufbauen.

Übergang von Stoffen.

Die Untersuchungen von *Wolter*[109] ergaben, daß nach Vergiftung trächtiger Tiere Strychnin, Morphin, Veratrin, Curare und Ergotin im Foetus nicht nachgewiesen werden konnten; manche andere chemische Stoffe, z. B. Phosphor, Chlorkalium, Bromkalium, Jodkalium, Arsenik, Quecksilber, Alkohol, Phenol, Morphin, Methylenblau gehen jedoch über. Auch vom Foetus gehen manche Stoffe in den Mutterleib über, so z. B. Atropin, Pilocarpin, Physostigmin, Phloridzin (*Kreidl* u. *Mandl*[110]).

Gaswechsel des Embryos.

Der respiratorische Gaswechsel des Säugetierembryos beträgt pro *kg* ungefähr ebensoviel wie der der Mutter (*Bohr*[111]); ebenso beim Hühnerembryo vom 9. Tage an (*Bohr* u. *Hasselbalch*[108]).

Chemie der Placenta.

In der Placenta sind gefunden worden: Glykogen (*Driessen*[112], *Moscati*[113]), Nucleoproteid (*Savarè*[114]), Nucleinsäure (*Kikkoji*[115]), Purinbasen (*Kikkoji* u. *Iguchi*[116]), Fermente: proteolytisches, Erepsin, Amylase (*Bergell* u. *Liepmann*[117], *Savarè*[118], *Löb* u. *Higuchi*[119]). *Hofbauer*[105] fand in der Placenta stets Albumosen, niemals aber im mütterlichen oder kindlichen Blut.

Bis zur vollen Entwicklung der Choriongefäße, die die Ernährung des Embryo durch das mütterliche Blut ermöglichen, beschränkt sich die Ernährung der Fruchtblasen nicht auf die Aufnahme flüssiger Nährstoffe, sondern es werden auch geformte mütterliche Elemente als Nährmaterial verwandt. Das dem Embryo seitens der Mutter gebotene Nährmaterial bezeichnet *Bonnet*[120] allgemein als „Embryotrophe", es zeigt bei den verschiedenen Säugetieren große Verschiedenheiten (vgl. *Grosser*[121]). Dabei läßt sich von den Beuteltieren bis herauf zum Menschen das Bestreben nach immer intensiverer Ernährung der Keim- oder Fruchtblasen im Uterus verfolgen. So findet man als Embryotrophe: das Lymphödem der Uterusschleimhaut, in die Uterushöhle auswandernde und dort zerfallende Leukocyten, zahlreiche im Oberflächen- und Drüsenepithel des Uterus nachweisbare Fetttröpfchen (bei den Huftieren die sogenannte „Uterinmilch" bildend, in welcher die Fruchtblasen zuerst frei schwimmen und deren Bestandteile sie in ihren Chorionzellen aufnehmen), Sekrettropfen aus Oberflächen- und Drüsenepithel, Blutungen in der Uterusschleimhaut, die bis herauf zum Menschen an Masse beträchtlich während der Dauer der Gravidität zunehmen, endlich sogar zerfallendes Uteringewebe (*Bonnet*[120]).

Embryotrophe.

Bau des Nabelstranges.

Der Nabelstrang — (reif 48—60 *cm* lang und 11—18 *mm* dick) ist überzogen von der Amnionscheide. Die Gefäße zeigen bis 40 Spiraltouren (nach der Mitte des 2. Monats beginnend), vom Embryo aus von

links nach reehts gegen die Placenta gewunden: es sind die 2 stark muskulösen Arteriae und 1 (linke) Vena umbilicalis. Beide Arterien anastomosieren in der Placenta. Außerdem enthält der Strang die Fortsetzung des Uraehus, den entodermalen Anteil der Allantois (Fig. 308, *VIII, a*), der bis zum 2. Monat erhalten, später oft verkümmert ist. Der Duetus omphalomesaraicus ist als ein fadendünnes Stielchen *(VIII, D)* des Nabelbläschens *(N)*, welches sich erhält und in der Regel jenseits des Randes der Placenta liegt (*B. Schultze*[122]), in der Nähe des Bläschens zur Geburtszeit noch präparierbar. Das Bläschen enthält im Innern kleine Zöttchen, ein Pflasterepithel und die obliterierten Gefäße des ersten Kreislaufes. Die *Whartons*che Sulze, ein gallertiges Bindegewebe, hüllt alle diese Teile ein; dieselbe enthält bindegewebige Fibrillen, Bindegewebskörperchen und Lymphoidzellen, selbst elastische Fasern. Die gallertige Substanz enthält Mucin. Zahlreiche Saftkanäle mit Endothelauskleidung durchziehen die Sulze (*Köster*[123]), sonst fehlen Lymph- und Blutgefäße. Nerven findet man 3—8—11 *cm* vom Nabel.

Der fötale oder Placentar-Kreislauf.

Der fötale Kreislauf — welcher nach der Entwicklung der Allantois besteht, hat folgenden Verlauf. Durch die 2 Arteriae umbilicales (aus den Hypogastricae) gelangt das Blut des Foetus durch den Nabelstrang zur Placenta, wo sich die Arterien in die Capillaren der Placentarzotten auflösen. Zurückkehrend aus diesen, sammelt sich das Blut in die Vena umbilicalis (seine Farbe ist gegenüber der Farbe des venösen Blutes in den Umbilicalarterien kaum um ein weniges heller). Die Vena umbilicalis (Fig. 319. *3* u_1) wendet sich vom Nabel nach oben und geht unter den Leberrand, gibt eine Anastomose zur Pfortader *(a)* und verläuft als Ductus venosus Arantii in die untere Hohlvene, welche also das Blut in den reehten Vorhof führt. Von hier leiten die Valvula Eustachii und das Tuberculum Loweri (Fig. 316. *6. t L*) das Blut vorwiegend durch das Foramen ovale in den linken Vorhof, aus welchem es wegen der Valvula foraminis ovalis nicht wieder in den rechten Vorhof zurückfließen kann. Vom linken Vorhof kommt es in die linke Kammer, Aorta, Hypogastrica bis zu den Umbilicalarterien zurück. — Das Blut der oberen Hohlvene des Foetus gelangt wegen ihrer eigenartigen Einmündung vom rechten Vorhof in den rechten Ventrikel (Fig. 316. *6. C s*). Von hier geht es in die Art. pulmonalis (Fig. 316. *7. p*), die es durch den in ihrer Verlängerung in den Aortenbogen einmündenden Ductus arteriosus Botalli *(B)* in die Aorta überleitet. Nur wenig Blut geht durch die noch kleinen Äste der Pulmonalis *(1, 2)* durch die Lungen. Aus dem Blutlaufe ergibt sich, daß der Kopf und die oberen Extremitäten von einem gereinigteren Blute versorgt werden als der übrige Rumpf, welcher noch das Blut der oberen Hohlvene beigemischt erhält. — Nach der Geburt obliterieren die Umbilicalarterien und werden zu den Ligamenta vesicae lateralia; der untere Teil derselben erhält sich als Artt. vesicae superiores. Es obliteriert ferner die Nabelvene als Lig. teres, ebenso der Ductus venosus Arantii. Endlich schließt sich das Foramen ovale und der Ductus arteriosus Botalli obliteriert zum Lig. arteriosum.

Sitz der Placenta.

Der Sitz der Placenta — ist in der Regel auf der vorderen oder hinteren Uterinwand, seltener im Fundus uteri, oder seitlich vor einer Tubenöffnung, oder seitlich unter derselben (Placenta lateralis), oder vor dem Orificium internum (Pl. praevia): in letzterem Falle kann durch Zerreißung der Gefäße bei der Geburt der Tod der Mutter durch Verblutung erfolgen.

Insertion des Nabelstranges.

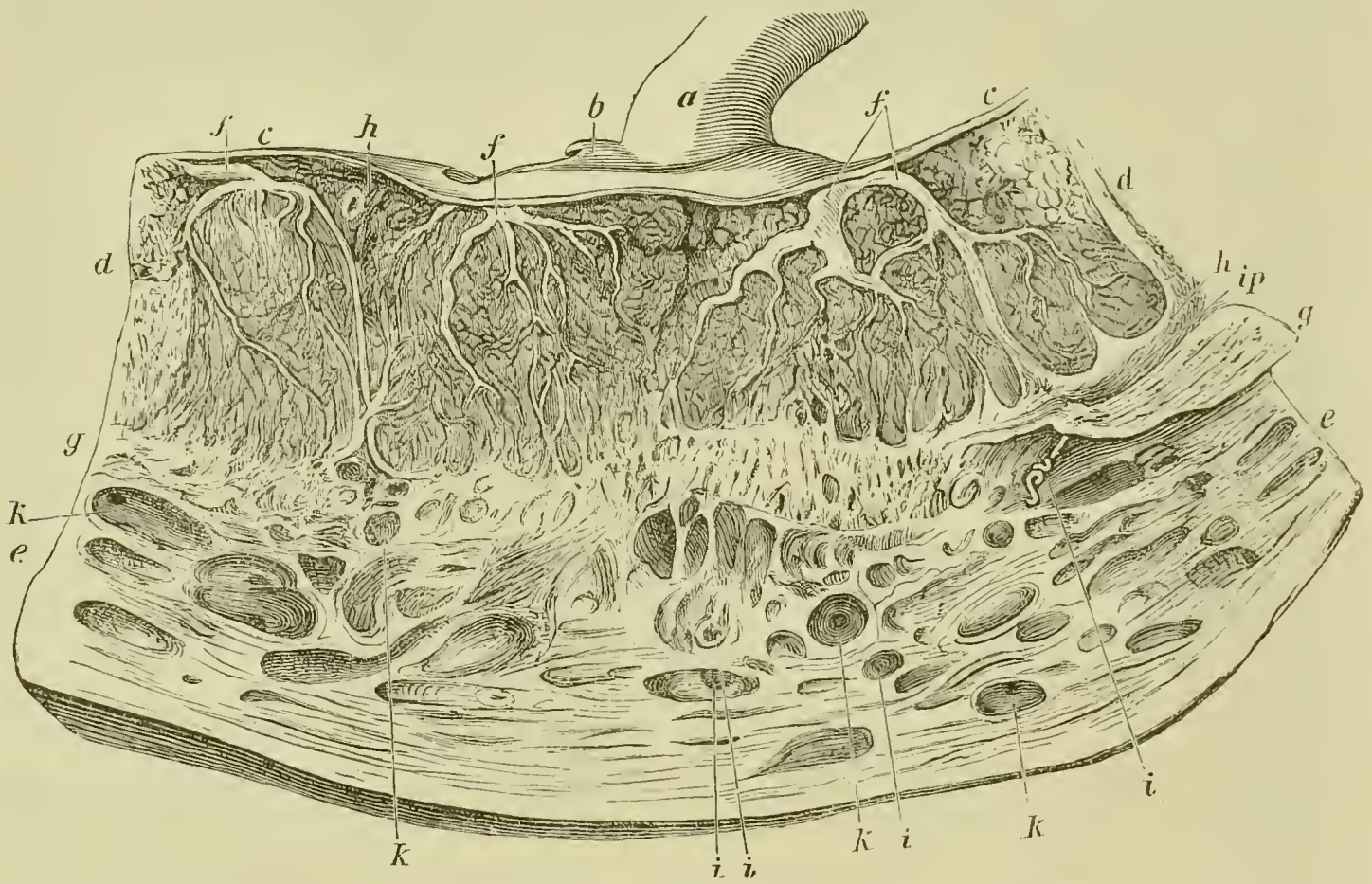
Der Nabelstrang kann entweder in dem Centrum der Placentarscheibe sitzen (Insertio centralis) oder mehr am Rande (Ins. marginalis), oder es kann der Strang sich

in das Chorion laeve inseriereu, so daß nun die Gefäße bis zur Placenta durch das dünne Ch. laeve verlaufeu müssen (Ins. velamentosa). Man trifft selten neben der Placenta noch eine oder andere versprengte Nebenplacenta (Pl. succenturiata). — Plac. marginata nennt man eine solche, die nur in ihrem Centrum Zotten trägt. — Besteht die Placenta aus zwei Hälften, so heißt sie duplex s. bipartita [bei den Affen der alten Welt konstant].

Verhalten der Eihäute bei mehrfachen Früchten.

Das **Verhalten der Eihäute bei mehrfachen Früchten** ist folgendes: — 1. Bei Zwillingen findet man zwei völlig getrennte Eier mit zwei Placenten und zwei Deciduae reflexae. — 2. Zwei völlig getrennte Eier haben nur eine Reflexa, wobei die Placenten verwachsen, aber ihre Gefäße getrennt sind. Das Chorion ist zwar doppelt, aber an der Berührungsfläche nicht in zwei Lamellen trennbar. — 3. Eine Reflexa, ein Chorion, eine Placenta, zwei Nabelschnüre, zwei Amnien. Die Gefäße anastomosieren in der Placenta (daher stets der centrale Stumpf des Nabelstranges des erstgeborenen

Fig. 312.



Durchschnitt des Uterus und der mit ihm verwachsenen Placenta aus der 30. Woche (nach *Ecker*). *a* Wurzel und Insertion der Nabelschnur. — *b* Amnionüberzug des Nabelstrangs. — *c* Chorion. — *dd* Fötaler Teil der Placenta. — *ee* Uteruswand. — *ff* Zottenbäumchen, das Gerüst der Plac. foet. bildend. — *gg* Decidua. — *hh* In die Plac. foet. eindringende Fortsätze der Decidua. — *ii* Ästchen einer Art. uterina. — *ip* Eine in die Placenta eintretende Arterie. — *kkkk* Uterusvenen.

Zwillings zu unterbinden!). Hier war entweder ein Ei mit doppeltem Dotter oder mit zwei Keimanlagen in einem Dotter (oder man muß annehmen, daß nachträglich zwei getrennte Eier so weit verwachsen sind unter Resorption der sich berührenden Chorionteile). — 4. Wie 3, aber nur ein Amnion, entstanden aus der Bildung von zwei Embryonen in demselben Fruchthofe derselben Keimblase.

Eihäute und Placentabildung der Tiere.

Die **Bildung der Eihäute der Tiere** — wird zur Klassifikation der Wirbeltiere benutzt.

I. Tiere, bei denen kein Amnion (und eine Allantois) gebildet wird: Anamnia (Amphioxus, Fische, Amphibien).

II. Tiere, bei denen ein Amnion (und keine Allantois) gebildet wird: Amnioten.

A. Eierlegende Amnioten: Reptilien und Vögel.

B. Säugetiere: Die Eier entwickeln sich (mit Ausnahme der Monotremata) im Uterus des Muttertieres.

1. Achoria. Die seröse Hülle entwickelt keine Zotten: Monotremata, Beuteltiere.

2. Choriata. Die seröse Hülle wird zu dem mit Zotten besetzten Chorion.

a) Mammalia non deciduata: die Chorionzotten, die in den Gruben der Uterusschleimhaut stecken, ziehen sich aus ihnen bei der Geburt heraus; es wird also nicht ein Teil der Uterusschleimhaut bei der Geburt mit ausgestoßen (keine Decidua).

α) Die Zotten sind gleichmäßig zerstreut: Pachydermata, Cetacea, Solidungula, Camelida usw.
β) Die Zotten stehen in Gruppen und bilden Cotyledonen; das Ei ist sehr lang spindelförmig: Wiederkäuer.

b) Mammalia deciduata. Es kommt zu einer so innigen Verwachsung der Chorionzotten mit der Uterusschleimhaut, daß von dieser bei der Geburt das entsprechende Stück mit abgestoßen werden muß (Decidua).
α) Placenta gürtelförmig (Pl. zonaria): Carnivoren, Pinnipedia, Elephas, Hyrax.
β) Placenta scheibenförmig (Pl. discoidea): Affen, Insectivoren, Nager, Flatterer, Edentaten.

360. Bildung des Knochensystems.

Wirbelsäule. — Die Chorda dorsalis, die ursprüngliche Anlage für das Achsenskelet, entwickelt sich nur bei den niederen Wirbeltieren (Amphioxus, Cyclostomen, Ganoiden, Selachiern, Jugendformen der Teleostier und Amphibien) zu einem wirklich funktionierenden Stützorgan; bei den höheren Wirbeltieren wird sie bald nach ihrer Anlage in einzelnen Abschnitten rudimentär. — Aus einem Teil der Ursegmente (pag. 905, 907), dem Sklerotom, entwickelt sich ein Gallertgewebe, welches um die Chorda herumwächst und die sog. skeletogene Chordascheide liefert, andrerseits sich nach oben um das Nervenohr herum ausbreitet und die sog. häutigen Wirbelbögen bildet. Diese ganze Anlage wird als häutige Wirbelsäule bezeichnet; sie erfährt hintereinander zwei histologische Modifikationen, indem sie erst in eine knorpelige und darauf in eine knöcherne Wirbelsäule übergeht. Der Verknorpelungsprozeß beginnt beim Menschen am Anfang des 2. Monats. An einzelnen Stellen des die Chorda umgebenden Gewebes wird von den Zellen Knorpel gebildet (Anlage der Wirbelkörper), die dazwischen liegenden Stellen bleiben unverändert (Anlage der Lig. intervertebralia). Die Chorda wird in die Wirbelkörper mit eingeschlossen, sie bleibt hier im Wachstum zurück und verschwindet später ganz; in den Intervertebralscheiben dagegen erhält sie sich in Gestalt der Gallertkerne. Die Anlagen der Wirbelbogen entstehen als kleine Knorpelstückchen in der das Nervenrohr umgebenden Membran, sie verschmelzen bald mit den Wirbelkörpern, waehsen sich dorsalwärts entgegen und vereinigen sich hier im 4. Monat. Die Wirbelkörper werden bei ihrer Entstehung in einer bestimmten Weise zu den Ur- oder Muskelsegmenten orientiert, nämlich so, daß sie auf jeder Seite zur Hälfte an ein vorhergehendes, zur Hälfte an ein folgendes Ursegment angrenzen. Am Ende des 2. Monats beginnt bereits die Verknöcherung der Wirbel, und zwar entsteht zuerst in jeder Bogenhälfte je ein Knochenpunkt, dann im Körper ein Punkt hinter der Chorda. Im 5. Monat rückt die Knochensubstanz bis zur Oberfläche vor, im 1. Lebensjahr verwachsen die beiden Bogenhälften untereinander, erst zwischen dem 3. und 8. Jahre vereinigen sich Körper und Bogen. — Der knorpelige Körper des Atlas verschmilzt mit dem Epistropheus und bildet so den Zahn desselben; er wird von der Chorda durchsetzt, welche dureh das Lig. suspensorium in die Schädelbasis eintritt. *Wirbelsäule.*

Die Zahl der Wirbelanlagen ist anfangs gering, dann größer als selbst beim Erwachsenen, dann endlieh nimmt dieselbe wieder mehr ab. Zuletzt noch besitzt der Embryo 25 wahre Wirbel, indem sich das Hüftbein dem 26. Wirbel anfügt. Später schiebt sich das Hüftbein so weit vor, daß der 25. Wirbel der erste Sakralwirbel wird. Die Persistenz von 25 wahren Wirbeln ist als Hemmungsbildung aufzufassen.

Die **Rippen** — entwiekeln sich im 2. Monat als knorpelige Anlage, und zwar zunächst jedem Wirbel entsprechend, zwischen den einzelnen Muskelsegmenten. Die Thoraxrippen wachsen in die Brustwand vor, wobei die 7 oberen durch einen knorpeligen medialen Verbindungsstreif vereinigt sind. Letzterer ist die halbe Sternumanlage; stoßen später beide in der Mittellinie zusammen, so ist das Sternum gebildet (Hemmungsbildung der Fissura sterni). Die unteren, falschen Rippen zeigen gewissermaßen die Fissura sterni normal: Löcher im Sternum als Reste einer Spalte sind häufig. — Die Rippenanlagen vor den Proc. transversi am Halse werden zu den vorderen Spangen dieser Fortsätze. Am 7. und 6. Wirbel erhalten sieh selten isolierte, kurze, echte Halsrippen (bei Vögeln sind die Halsrippen größer entwickelt). — Im Lendenteile werden die knorpeligen Rippenanlagen später zu den Processus costarii (transversi der Älteren). Mitunter bildet sich eine 13. Rippe aus. [Der Proc. aeccssorius der Lendenwirbel ist der wahre Proc. transversus, wie sich am Skelet der Affen leicht ergibt.] — Die Sakralwirbel haben ebenfalls 3 bis 4 Rippenanlagen, welche die Massae laterales des Kreuzbeins mit der Superficies auricularis bilden. *Rippen und Brustbein.* *Fissura sterni.* *Halsrippen.* *Lendenrippen.* *Sakralrippen.*

Der Schädel, — das geschlossene Ende des Wirbelrohres, enthält im Axialteile seiner Basis die Chorda bis zum vorderen Keilbeinkörper. Derselbe ist zuerst ganz häutig *Schädel.*

angelegt (häutiges Primordialcranium), darauf werden die basalen Teile im 2. Monat knorpelig, und zwar alle wie aus einem Guß zusammenhängend: Os occipitis mit Ausnahme der oberen Hälfte der Schuppe, vorderes und hinteres Keilbein mit den Flügeln, die Pyramiden und Warzenteile des Felsenbeines, das Siebbein, die Nasenmuscheln nebst Nasenscheidewand und die wenig entwickelte, äußere knorpelige Nase. Die übrigen Schädelteile bleiben häutig. So hat man ein häutiges und ein knorpeliges Primordialcranium zu unterscheiden.

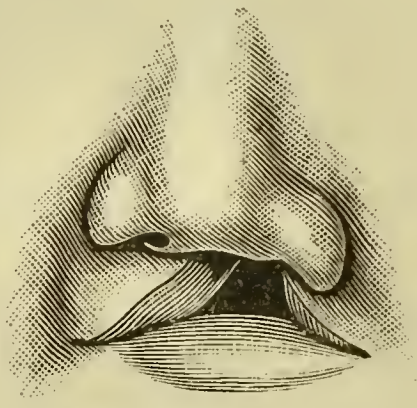
Häutiges und knorpeliges Primordialcranium.

Die Entwicklung des knöchernen Schädels erfolgt nun durch Bildung von zwei durchaus verschiedenen Knochenarten: primordiale und Deck- oder Belegknochen. Die primordialen Knochen entwickeln sich aus dem knorpeligen Primordialskelet entweder durch Bildung von Knochenkernen im Innern des Knorpels (entochondrale Verknöcherung) oder dadurch, daß die Knorpeloberhaut auf dem bereits vorhandenen Knorpel statt Knorpel- nunmehr Knochengewebe zur Ausscheidung bringt (perichondrale Verknöcherung). Die Deck- oder Belegknochen werden dagegen außerhalb des Primordialschädels entweder in der die Oberfläche desselben bedeckenden Haut oder in der die Kopfdarmhöhle auskleidenden Schleimhaut gebildet. Derartige Belegknochen sind: der obere Teil der Schuppe des Hinterhauptbeins, Scheitelbein, Stirnbein, die Schuppe des Schläfenbeins, die innere Lamelle des Flügelfortsatzes des Keilbeins, der Annulus tympanicus, Gaumenbein, Pflugscharbein, Nasenbein, Tränenbein, Jochbein, Ober- und Unterkiefer.

Primordiale Knochen.

Deck- oder Belegknochen.

Fig. 313.



Linksseitige Hasenscharte.

Die Bildung der Gesichtsknochen — steht in inniger Beziehung zu den Umbildungen der Kiemenbögen und -spalten. Gegen die große Mundöffnung ragt von jeder Seite her das mediale Ende des ersten Kiemenbogens hin. Dasselbe hat zwei Fortsätze: den Oberkieferfortsatz (Fig. 314, *A*, *3*), der mehr gegen die Seite der Mundöffnung heranwächst, und den Unterkieferfortsatz *(u)*, der dem unteren Rande des Mundes entlang zieht. Von oben herab wächst nun als Verlängerung der Schädelbasis der Proc. frontalis *(f)* nieder, ein breiter, an seiner unteren äußeren Ecke mit einer Spitze (*1*, innerer Nasenfortsatz) versehener Fortsatz. Stirnfortsatz und Oberkieferfortsatz verwachsen miteinander, und zwar so, daß ersterer *(f)* zwischen letztere *(3)* beiderseits sich einschiebt. Zugleich verwächst ein kleiner, oberhalb des Oberkieferfortsatzes liegender äußerer Nasenfortsatz *(2)*, eine Fortsetzung des Seitenteiles des Schädels, mit dem Oberkieferfortsatz. Zwischen letzterem und dem äußeren Nasenfortsatz war eine zum Auge *(a)* führende Spalte vorhanden, welche bis auf den Tränenkanal verwächst *(B. O.)*. So ist die Mundöffnung abgeteilt von den darüberliegenden Nasenöffnungen. Die Teilung setzt sich aber auch in die Tiefe der Mundhöhle hinein fort; der Oberkieferfortsatz liefert den Gaumen, der Stirnfortsatz den Zwischenkiefer (Fig. 314 *B. Z.*), der auch dem Menschen zukommt (*Goethe* 1786) und später mit dem Oberkiefer verwächst. Der Zwischenkiefer, bei vielen Tieren dauernd ein besonderer

Gesichtsknochen.

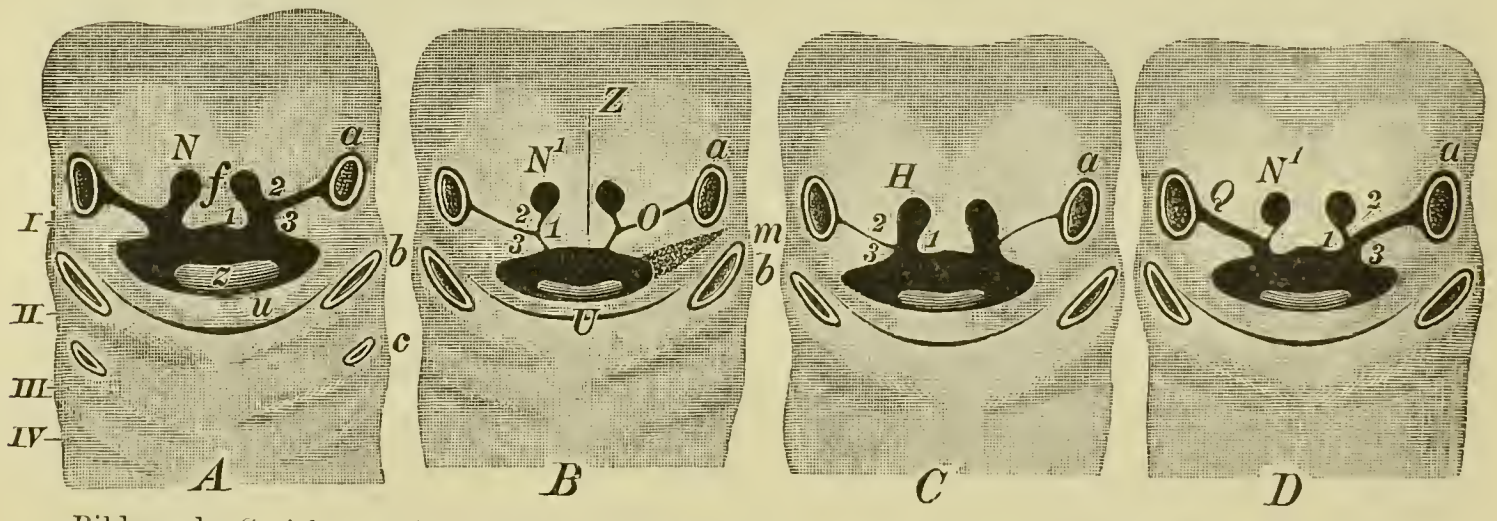
Proc. maxillaris sup. et infer.

Processus frontalis.

Trennung der Mund- und Nasenhöhle.

Zwischenkiefer.

Fig. 314.



Bildung des Gesichtes und Hemmungsbildungen desselben. — *A* erste fötale Anlage: *I, II, III, IV* die vier Kiemenbögen, *f* Processus frontalis, *1* innerer und *2* äußerer Nasenfortsatz, *3* Oberkieferfortsatz, *u* Unterkieferfortsatz, *b, c* erste und zweite Kiemenspalte. *a* Auge, *z* Zunge. — *B* Normale Verwachsung der embryonalen Teile, *Z* Zwischenkiefer, N^1 Nasenloch. *O* Tränen-Nasenkanal. *U* Unterkiefer [*m* abnorme Erweiterung der Mundspalte als Makrostomie]. — *C* Hemmungsbildung der Oronasal-Spalte (Hasenscharte oder Wolfsrachen). — *D* Hemmungsbildung der schrägen Gesichtsspalte *(Q)*.

Knochen (Os incisivum), trägt die Schneidezähne. In der 9. Woche ist der harte Gaumen bereits geschlossen, auf dem sich senkrecht das vom Proc. frontalis abstammende Septum der Nase stützt. Aus dem Unterkieferfortsatze entsteht der Unterkiefer *(B. U.)* — An den Umrahmungen der Mundhöhle bilden sich die Lippen und der Aveolarrand aus.

Hemmungsbildungen des Gesichtes:

Diese Bildungen können Hemmungen erfahren:

Hasenscharte.

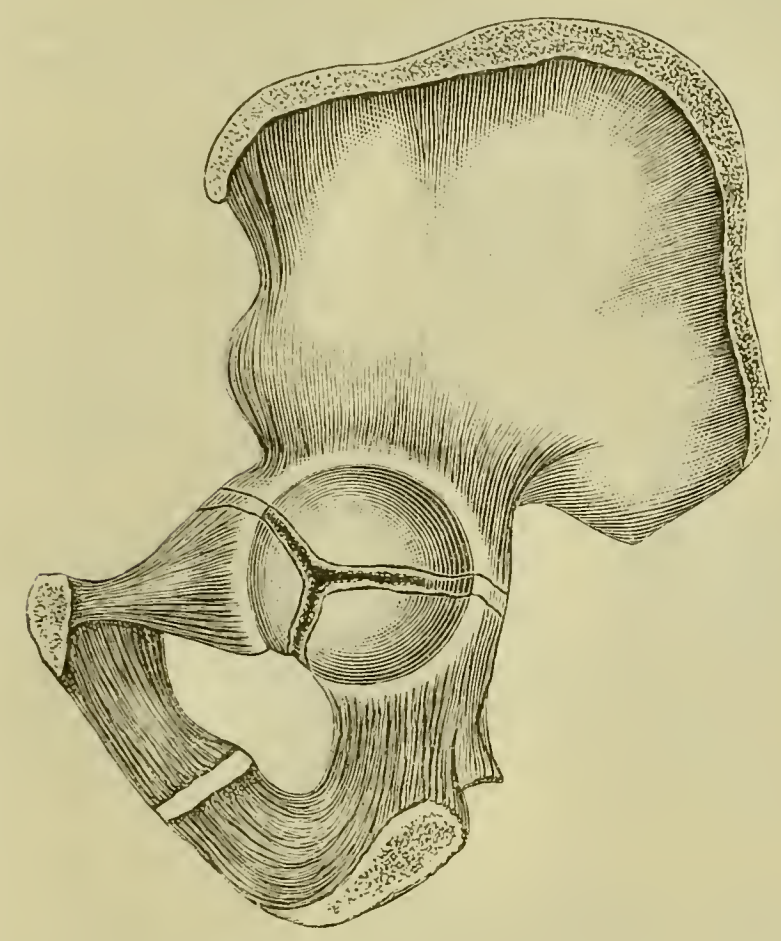
1. Die Hasenscharte — (Oro-Nasalspalte, Fig. 314, *C*) entsteht bei Nichtvereinigung des inneren Nasenfortsatzes einerseits und des Oberkiefer- und äußeren Nasenfortsatzes andrerseits. Die Spalte läuft in das Nasenloch. Es kann nun Nase und Mund entweder nur in den Weichteilen nicht getrennt sein (Hasenscharte, Fig. 313), oder durch und durch auch im Gaumen (Wolfsrachen) (*Goethe*, 1786); beide Mißbildungen können einseitig oder doppelseitig sein.

Wolfsrachen.

Schräge Gesichtsspalte.

2. Die Nichtvereinigung zwischen innerem und äußerem Nasenfortsatz einerseits und dem Oberkieferfortsatz andrerseits bedingt die „schräge Gesichtsspalte“ — (Oro-Orbitalspalte, Fig. 314, *D*); das Nasenloch ist nicht geschlitzt.

Fig. 315.



Verknöcherung des Hüftbeins.

Mundspalte.

3. Die „Mundspalte“ (Makrostomie) ist die abnorm weit seitlich ausgedehnte Erweiterung zwischen Oberkiefer- und Unterkieferfortsatz, welche sogar bis zum Ohre reichen kann Fig. 314, *B. m.*),

Bildungen aus dem 1. Kiemenbogen,

Aus dem hinteren Teile des ersten Kiemenbogens entstehen Amboß, Hammer und der von letzterem hinter dem Paukenring nach vorn abgehende, lange, knorpelige *Meckel*sche Fortsatz, welcher auf der inneren Seite des Unterkiefers fast bis zu dessen medialer Vereinigung hinzieht. Er verkümmert vom 6. Monat an. Doch bildet sein hinterer Teil noch das Lig. laterale internum des Kiefergelenkes. Neben ihm an seinem Abgange vom Hammer bildet sich der Proc. Folii. Ein Teil seines medialen Endes verwächst ossifizierend mit dem Unterkiefer. Der Unterkiefer entsteht häutig als ein Belegknochen auf dem ersten Kiemenbogen, der Angulus und Condylus entstehen aus einem Knorpelansatz. Die Kinnaht beider Unterkiefer verwächst im ersten Jahre. — Aus dem Oberkieferfortsatz entsteht außer dem Oberkiefer noch die innere Lamelle des Proc. pterygoideus, ferner der Proc. palatinus des Oberkiefers und das Os palatinum am Ende des 2. Monats, endlich das Os zygomaticum.

2. Kiemenbogen,

Der vom Felsenbein entstehende und parallel mit dem ersten Kiemenbogen hinziehende zweite Bogen — bildet der Reihe nach den Steigbügel, die Eminentia pyramidalis mit dem Musc. stapedius, den Processus styloideus, das (früher knorpelige) Lig. stylohyoideum, das kleine Horn des Zungenbeines, endlich den Arcus glossopalatinus.

3. und 4. Kiemenbogen.

Aus dem dritten Kiemenbogen — entsteht das große Horn und der Körper des Zungenbeines und endlich der Arcus pharyngopalatinus.

Der vierte Kiemenbogen — enthält die Anlage des Schildknorpels.

Von den Kiemenspalten — bleibt nur die erste, als Gehörgang, Pauke und Tube sich umbildend; alle anderen verwachsen. Bleibt die eine oder andere offen (Hemmungsbildung, mitunter in einzelnen Familien erblich), so ist dies die angeborene „vollständige Halsfistel“ (meist nur aus der 2. Spalte hervorgegangen). *Fistula colli congenita.*

Das Extremitätenskelet. — Der Verlauf und die Herkunft der Nerven des Armgeflechtes zeigen an, daß die Oberextremität eine Lage mehr schädelwärts an der Wirbelsäule innegehabt hat (letzter Hals- und erster Brustwirbel). Die Anlage der Hinterextremität entspricht dem letzten Lenden- bis 3. oder 4. Sacralwirbel. — Auch bei der Entwicklung der Extremitäten kann man ein Stadium der häutigen, knorpeligen und knöchernen Anlage unterscheiden. *Extremitätenskelet.*

Scapula. Die **Scapula** — beginnt im 3. Monate zu verknöchern von einem Kern im Collum scapulae aus. Von akzessorischen Kernen ist morphologisch interessant der im Rabenschnabel; bei Vögeln wächst diese Anlage als Os coracoideum bis zum Sternum, beim Menschen entsteht daraus nur ein kleines Knochenstückchen, welches bis zum 17. Jahre mit dem Schulterblatt knorpelig verbunden ist, später erst knöchern mit ihm verschmilzt als Rabenschnabelfortsatz.

Clavicula. Die **Clavicula** wird von *Götte*[124] u. a. zu den primordial knorpelig vorgebildeten Knochen gerechnet. *Gegenbaur*[125] hält sie dagegen für einen Belegknochen. Sie ossifiziert zuerst von allen Knochen, in der 7. Woche.

Becken. **Das Hüftbein** hat in der knorpeligen Anlage zwei Teile, den Scham- und den Darmsitzteil. Die Verknöcherung beginnt mit drei Kernen: einem im Darmbein (3. bis 4. Monat) einem im absteigenden Sitzbeinast (4.—5. Monat), einem im horizontalen Schambeinast (5.—7. Monat). Nach der Geburt wachsen die drei Knochenstücke nach der Pfanne zu, wo sie zusammenstoßen, aber noch bis zur Pubertät durch einen dreistrahligen Knorpel getrennt bleiben (Fig. 315). Zuerst vereinigen sich der absteigende Schambein- und aufsteigende Sitzbeinast im 7.—8. Jahre; die Verschmelzung des Schamsitzbeins mit dem Darmbein erfolgt erst zur Zeit der Pubertät. Zu den Hauptkernen kommen noch mehrere Nebenkerne; als Os acetabuli erscheint ein besonderer Kern des Pfannenrandes (12. Jahr), der im 18. Jahre mit dem benachbarten Knochen verschmilzt.

Extremitäten. Bei der ursprünglichen Anlage der **freien Extremitäten** liegt die spätere Streckseite dorsal, die Beugeseite ventral, der radiale und tibiale Rand mit Daumen und großer Zehe sind kopfwärts, der fünfte Finger und die fünfte Zehe sind schwanzwärts gewandt. Weiterhin drehen sich dann die beiden Extremitäten um ihre Längsachse, und zwar in entgegengesetzter Richtung: am Oberarm kommt die Streckseite nach hinten, am Oberschenkel nach vorn zu liegen, Radius und Daumen sind lateralwärts, Tibia und große Zehe medianwärts gelagert. Es entsprechen sich also Radius und Tibia, Ulna und Fibula.

Bei der Ausbildung der einzelnen Skeletstücke der Gliedmaßen bilden sich immer zuerst die dem Rumpfe näher gelegenen aus, später die entfernter gelegenen.

Wachstum der Knochen. Der Knochen der Röhrenknochen wächst der Dicke nach — durch Auflagerung des Periostes, wobei die Zellen desselben als Osteoblasten zu Knochenkörperchen werden. Gleichmäßig mit dem Wachstum der Knochenrinde wird die Markhöhle durch Resorption größer. Ringe, jungen Tieren um die Röhre gelegt, fallen später in die Markhöhle. — Das Längenwachstum der Knochen erfolgt in der Weise, daß der der Diaphyse zunächst liegende Streif des Epiphysenknorpels verknöchert, während sich am peripheren Ende stetig neuer Knorpel erzeugt. Ist das Knochenwachstum vollendet, so ossifiziert schließlich der Epiphysenknorpel in toto.

361. Bildung des Gefäßsystems.

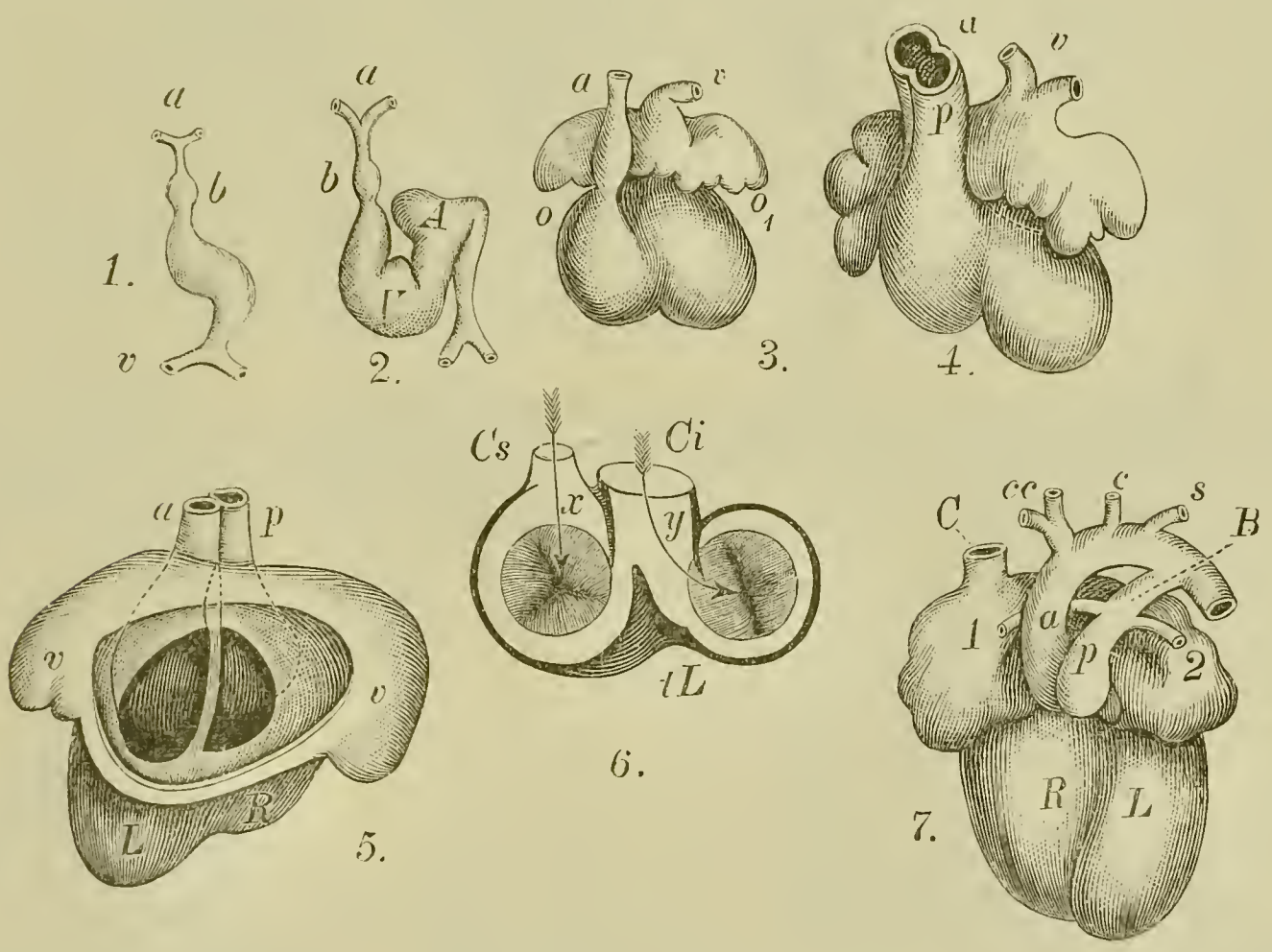
Herz. **Herz.** — Die einfach schlauchförmige Herzanlage nimmt eine S-förmige Gestalt an (Fig. 316, *1*) und läßt alsbald eine Unterscheidung des oberen Aortenteiles *(a)* mit dem Bulbus *(b)*, des mittleren Kammerteiles und des unteren venösen Teiles *(v)* erkennen. — Hierauf biegt sich der Kammerteil magenförmig *(2)*, wobei der venöse Teil höher *(A)* und weiterhin etwas hinter den arteriellen Teil zu liegen kommt. Vom venösen Teile wächst rechtshin und linkshin ein Blindsack, die Anlagen der sehr großen Auriculae *(3. oo_1)*. Die der großen Curvatur entsprechende Biegung des Herzkörpers *(2. V)* wird durch eine seichte Furche äußerlich in zwei große Abteilungen geteilt *(3)*. Der große Truncus venosus *(4. v.)*, welcher in der Mitte der hinteren Wand des Vorhofteiles sich einsenkt, setzt sich aus der oberen und der unteren Cava zusammen. Später wird dieser gemeinsame Stamm in die Wand der sich ausdehnenden Vorhöfe hineingezogen und so entstehen die gesonderten Einmündungen der beiden Hohlvenen. — Beim Menschen kommt es schon frühzeitig zur Bildung einer besonderen Höhle, in welcher das Herz gelegen ist; ein Teil der Zwerchfellanlage begrenzt diesen Hohlraum (*His*[126]).

In der 4. bis 5. Woche beginnt die Teilung des Herzens in ein rechtes und linkes. Es wächst zunächst, der senkrechten Ventrikelfurche entsprechend, eine Scheidewand im Innern vertikal hinauf *(5)* und teilt so den Kammerteil in einen rechten und in einen linken *(5. R L)*. Zwischen Kammerteil und Vorkammerteil befindet sich eine Einschnürung am Herzen, der Canalis auricularis. Dieser enthält eine Kommunikation zwischen Vorhof und beiden Ventrikeln zwischen einer einspringenden, vorderen und hinteren Endothellippe, aus denen die Atrioventrikularklappen hervorgehen. Bis gegen den Canalis auricularis wächst die Scheidewand aufwärts und verschmilzt hier noch mit zwei

Endothelwucherungen („Endothelkissen“, *Born*[127]), welche im Lumen des Canalis auricularis die Öffnung des Kanales von vorn und von hinten her durchsetzten. In der 8. Woche ist das Ventrikelseptum ausgebildet. Von der großen ungeteilten Vorkammer kann man somit durch ein rechtes und linkes Ostium atrioventriculare in die entsprechende Kammer gelangen *(5)*. Sodann wachsen im Innern des großen Truncus arteriosus *(4. p)* zwei kulissenartige Scheidewände hinein *(4. pa)*, welche endlich gegeneinander stoßen und so das Rohr in zwei Röhren zerlegen *(5. ap)*, die nun wie die Läufe einer Doppelflinte nebeneinander liegen (Aorta und Pulmonalis). Die Scheidewand zwischen beiden nimmt nach abwärts eine Richtung der Art, daß dieselbe auf die Ventrikelscheidewand stößt *(5)*. Hierdurch kommt es, daß der rechte Ventrikel mit der Pulmonalis, der linke mit der Aorta kommuniziert. Die Scheidung des Truncus aortae findet jedoch nur in seinem Anfangsteile statt. Aufwärts ist die Teilung nicht vollzogen, d. h. es münden nach oben

Teilung der Aorta.

Fig. 316.



Entwicklung des Herzens (zum Teil schematisch): — *1.* Erste Herzanlage, *a* Aortenteil mit dem Bulbus *b*. — *v* venöser Teil. — *2.* Magenförmige Biegung des Herzens: *a* Aortenteil mit dem Bulbus *b*. — *V* Ventrikel, — *A* Vorhofsteil. — *3.* Bildung der Herzohren $o\,o_1$ und der äußeren Furche am Ventrikel. — *4.* Beginnende Zerlegung der Aorta *p* in 2 Längsröhren *a*. — *5.* Einblick von hinten durch den weitgeöffneten Vorhof *(v v)* in den linken *(L)* und rechten *(R)* Ventrikel, zwischen denen die Scheidewand hervorragt; die 2 großen arteriellen Gefäße *(a)* Aorta und *(p)* Pulmonalis münden in je einen Ventrikel. — *6.* Verhältnis der Einmündung der oberen *(Cs)* und unteren *(Ci)* Hohlvene in die Vorhöfe (schematischer Blick von oben: *x* Richtung des Blutstromes der oberen Hohlvene in den rechten Ventrikel, — *y* Richtung des Blutstromes der unteren Hohlvene in den linken Ventrikel, *tL* Tuberculum Loweri). — *7.* Herz des reifen Foetus: *R* rechter und *L* linker Ventrikel, — *a* Aorta mit der A. anonyma *(cc)*, Carotis *(c)* und Subclavia *(s)* sinistra, *B* Ductus Botalli. — *p* Pulmonalis mit den noch dünnen Lungenästen 1. und 2.

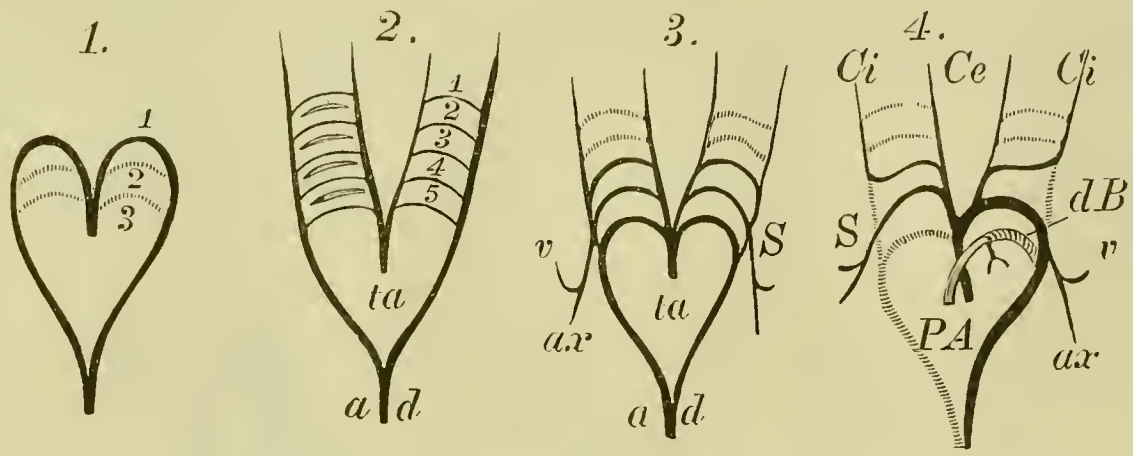
Pulmonalis und Aorta wieder in einen Stamm zusammen. Die Verbindung der Pulmonalis mit der Aorta ist der Ductus arteriosus Botalli *(7. B)*. — Am Vorhofe wächst von vorn und hinten her ein Teil einer Scheidewand, die im Innern mit einem konkaven Rande endigt. Die Cava superior *(6. Cs)* mündet rechts von dieser Falte ein, so daß ihr Blut das Bestreben haben wird, in die rechte Kammer einzuströmen (in der Richtung des Pfeiles *6. x*). Die Cava inferior *(6. Ci)* hingegen mündet gerade gegen den Rand der Falte. Es bildet sich nun von ihrer Einmündungsstelle links, der Vorhofsfalte entgegen, die Valvula foraminis ovalis, welche den Blutstrom in der Richtung des Pfeiles *y* nur linkshin passieren läßt. Rechts von der Cavamündung, der Falte entgegen, entsteht die *Eustachi*sche Klappe, welche im Vereine mit dem Tuberculum Loweri *(t L)* den Strom der Cava inferior linkshin in den linken Vorhof leitet (vgl. den fötalen Kreislauf, pag. 913). Nach der Geburt schließt die Valvula foraminis ovalis die Öffnung zu. Außerdem obliteriert der *Botalli*sche Gang, so daß nun das Blut der Pulmonalis durch die sich dehnenden

Vorhof.

Lungenäste zu laufen gezwungen ist. (Das Offenbleiben des Foramen ovale ist eine Hemmungsbildung, die schwere Circulationsstörungen nach sich zieht.)

Arterien. **Arterien.** — Mit der Bildung der Kiemenbögen und -spalten vervielfältigt sich jederseits die Zahl der anfangs nur einfachen Aortenbögen (Fig. 317) auf 5,

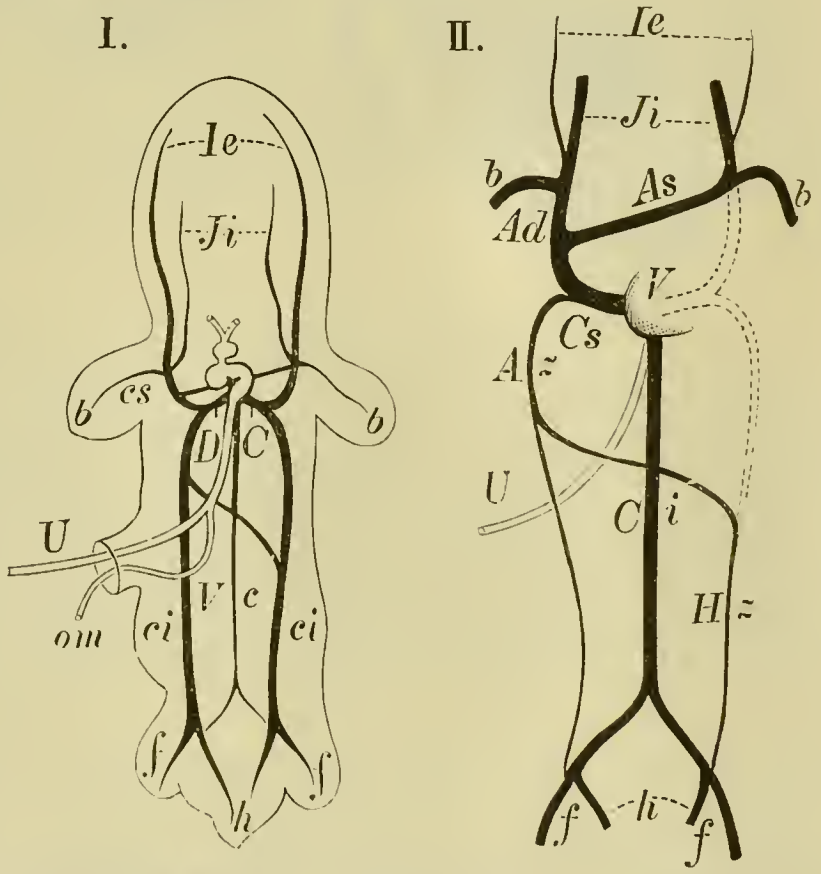
Fig. 317.



Bildungen aus den Aortenbögen: *1.* Die erste Anlage des 1., 2. und 3. Aortenbogens. — *2.* Fünffache Bogenbildung: *t a* gemeinsamer Aortenstamm. — *a d* Aorta descendens. — *3.* Untergang der beiden obersten Bögen jederseits, *S* Art. subclavia, — *v* A. vertebralis, — *a x* A. axillaris. — *4.* Übergang in das definitive Bildungsstadium: *P* Pulmonalis, — *A* Aorta, *d B* Ductus Botalli. — *S* Subclavia dextra vereint mit der Carotis dextra communis, die sich in die Carotis interna *(Ci)* und externa *(Ce)* teilt, *a x* Axillaris, *v* Vertebralis. (Schematisch.)

die je oberhalb und unterhalb einer jeden Kiemenspalte verlaufen, dann aber in einen gemeinsamen, absteigenden Stamm wiederum zusammentreten *(2 ad)*. (Diese Gefäße erhalten sich nur bei den Kiemenatmern; Fig. 52.) Beim Menschen vergehen zuerst jederseits die zwei obersten Aortenbögen *(3)*. Bei der Trennung des Truncus arteriosus in die Pulmonalis und Aorta *(4. P a)* fällt der unterste Bogen jederseits nebst seinem Anfangsstück der Pulmonalis zu *(4)*, kommt also dann aus dem rechten Herzen. Von diesen bildet der linke, unterste Bogen den Ductus Botalli *(d B)* (am Anfange desselben gehen die Lungenäste der Pulmonalis hervor). Von den mit der Aorta vereinten Bögen wird der linke mittlere der bleibende Aortabogen (in den der *Botalli*sche hinüberleitet), der rechte zur Subclavia dextra *(S)*. Der oberste Bogen wird jederseits zum Carotidenursprunge *(Ci Ce)*. [Nach *Zimmermann*[128] kommt beim Menschen und Kaninchen zwischen dem untersten und dem nächst höheren Aortenbogen jederseits noch ein vergänglicher, bis dahin unbekannter Bogen in der Anlage vor.]

Fig. 318.



I. Anlage der Körpervenen des Embryos. — *II.* Umbildung derselben in den definitiven Zustand. (Schematisch.)

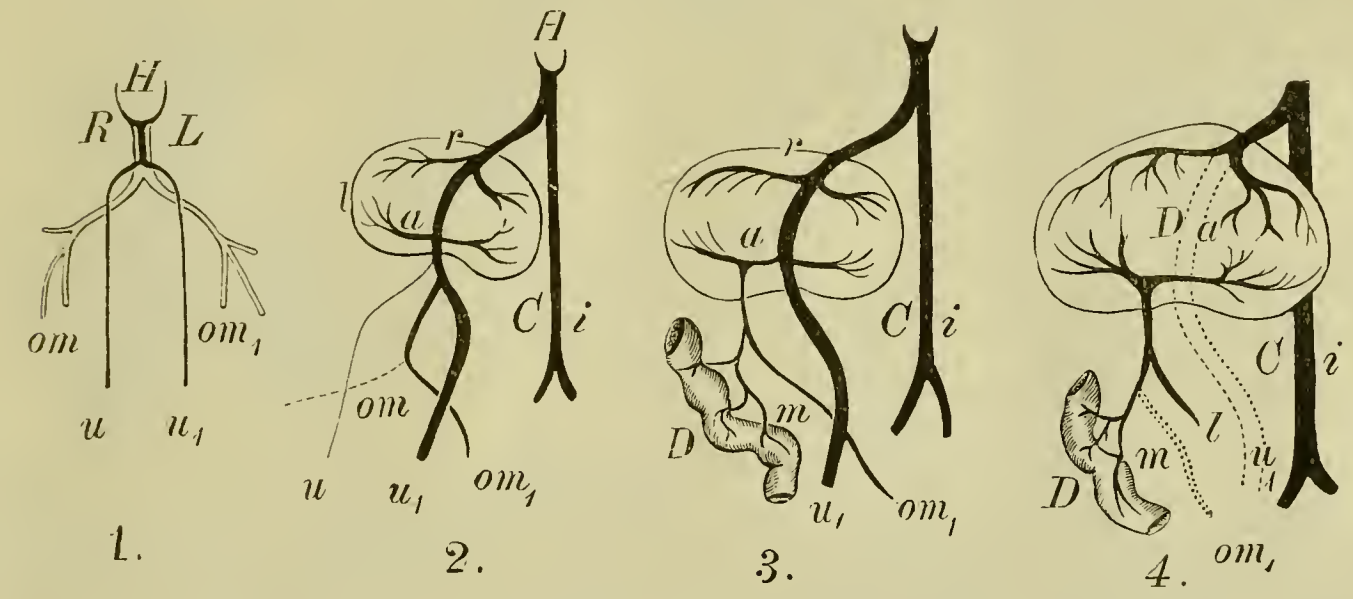
Von den Arterien des ersten und zweiten Kreislaufes ist bereits die Rede gewesen. Mit dem Zurücktreten des Nabelbläschenkreislaufes ist nur noch eine Art. omphalomesaraica vorhanden, welche an den Darm alsbald einen Ast abgibt. Später geht die Nabelblasenarterie unter, und es ist so die Darmschlagader (A. mesenterica superior, die mächtigste aller Arterien) in ihrem Stamme ursprünglich eine Nabelbläschenarterie.

Venen. Venae cardinales. **Venen des Körpers.** — Die im Körper des Embryos selbst zuerst zur Entwicklung kommenden Venen sind die beiden Venae cardinales; jederseits eine vordere (Fig. 318, *I. cs*) und eine hintere *(ci)*, welche, dem Herzen zustrebend, sich zuerst

jederseits in einen großen Stamm, den Ductus Cuvieri *(DC)* vereinigen. Letzterer geht in den venösen Herzteil über. Die vorderen Kardinalvenen geben ab: die Venae subclaviae *(b b)* und die Venae jugulares communes, die sich in die Venae jugulares internae *(Ji)* und externae *(Je)* spalten. Außerdem besteht eine quere Anastomose *c* schräg von der linken (dort, wo die Teilung derselben liegt) nach der rechten, etwas abwärts in deren Stamm einmündend. — Bei der definitiven Ausbildung *(II)* wird diese Anastomose *(As)* sehr groß (zur V. anonyma sinistra), außerdem wachsen mit der Größe der Extremitäten die Vv. subclaviae *(b b)*, und endlich ändert sich gegenseitig das Kaliber der beiden Drosselvenen, indem die Anlage der V. jugularis internae sehr stark wird *(Ji)*, die V. jugularis externa jedoch schwächer *(Je)*: [bei vielen Tieren, Hund, Kaninchen, erhält sich das embryonale Größenverhältnis]. Das Stück der V. cardinalis sup. sin. von der Anastomose abwärts bis zum Duct. Cuvieri sin. geht zugrunde. — Die hinteren Kardinalvenen teilen sich im Becken in die Hypogastrica *(Ih)* und Iliaca externa *(If)*. Die Cava inferior ist anfangs sehr dünn *(I. Vc)*, spaltet sich am Beckeneingang und geht jederseits in die Teilungsstelle der Kardinalvene über. Außerdem existiert eine quer aufsteigende Anastomose zwischen der rechten und linken Kardinalvene. Zur Konstituierung des definitiven Zustandes erweitert sich die Cava inferior *(II. Ci)* und mit ihr abwärts die Hypogastrica und Iliaca externa jederseits. An Stelle der rechten Kardinalvene tritt die dünne Vena azygos *(Az)*, analog an der linken Seite bis zur Queranastomose aufwärts die Vena hemiazygos *(Hz)*. Dagegen geht das obere Stück oberhalb

Ductus Cuvieri.

Fig. 319.



Venenentwicklung des ersten und zweiten Kreislaufes und des Pfortadersystems. — *H* Herz. — *R* rechte und *L* linke Körperseite. — *om* Vena omphalomesaraica dextra, — om_1 sinistra. — *u* Vena umbilicalis dextra, — u_1 sinistra. — *Ci* Vena cava inferior. — *a* Venae advehentes, *r* Venae revehentes. — *D* Darm. — *m* Vena mesenterica. — *4. l* Vena linealis. — *2. l* Leber. (Schematisch.)

der Anastomose bis zum Duct. Cuvieri sinister unter. (Die Einmündungsstelle der V. magna cordis ist der Rest des Duct. Cuvieri sinister.) Endlich wird der vereinigte venöse Schenkel so in die Vorkammerwand *(V)* hineingezogen, daß beide Hohlvenen isolierte Einmündungen erhalten (pag. 918). — Dieselbe Venenanlage zeigen alle Vertebraten im Embryonalzustande, sie bleibt jedoch nur bei den Fischen erhalten; Fig. 52, *I*.

Venen des ersten und zweiten Kreislaufes und Bildung des Pfortadersystems. — In den Truncus venosus der ersten, schlauchförmigen Herzanlage (Fig. 319, *1. H*) münden anfangs beide Venae omphalomesaraicae *(om om¹)*. Die rechte von diesen geht jedoch schon bald zugrunde. Sobald sich die Allantois gebildet hat, treten die beiden Venae allantoidis s. umbilicales ebenfalls in den Truncus venosus über *(1. u u_1)*. Anfangs sind die Nabelblasenvenen größer als die Umbilicales; später wird dies umgekehrt und auch die rechte Umbilicalis geht unter. — Sobald sich im Leibe eigene Venen gebildet haben, ergießt sich die untere Hohlvene ebenfalls in den Truncus venosus *(2. Ci)*. Allmählich wird nun die Umbilicalis *(2. u_1)* die Hauptbahn, der die kleine Omphalomesaraica *(2. om_1)* nur wenig Blut zuführt.

Venen des 1. Kreislaufes.

Die Umbilicalis nebst Omphalomesaraica gehen zum Teil direkt unter der Leber hinweg zum Herzen. Zum Teil senden sie aber auch (arterielles Blut führende) Zweige in die Leber (welche diese Gefäße von oben umwächst): die Venae advehentes *(2. u. 3. a)*. Letzteres Blut tritt in andere Venen wieder zurück (Venae revehentes, *2.* und *3. r*), die am stumpfen Leberrande sich wieder mit dem Hauptstamm der Umbilicalis vereinigen. In der Leber anastomosieren die V. umbilicalis *(3. u_1)* und die Omphalomesaraica *(3. om_1)*. In die Omphalomesaraica mündet mit der Entwicklung des Darmes *(3. D)* zugleich die V. mesaraica *(m)* ein sowie auch die Vena linealis *(4. l)* mit der Bildung der Milz. Geht später die Nabel-

Pfortaderbildung.

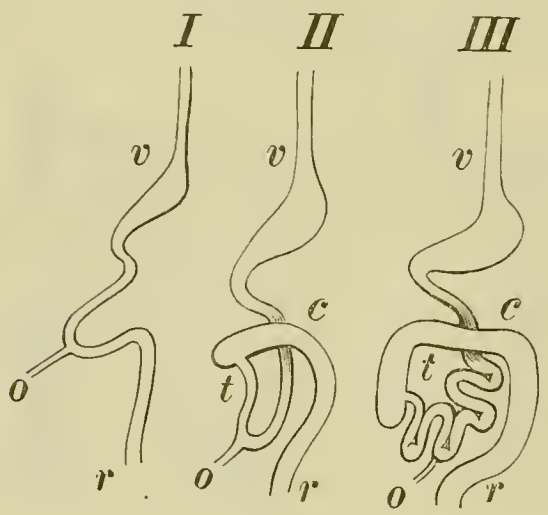
blasenvene unter *(4. om_1)*, so ist nun die Eingeweidevene der alleinige Stamm dieser früher vereinigten Gefäße. Er ist es also, der sich in der Leber mit der Umbilicalis vereinigt und so den Stamm der V. portarum darstellt. Geht nun endlich bei der Geburt die Umbilicalis zugrunde *(4. u_1)*, so ist die Mesaraica allein übrig geblieben als Pfortader. Diese muß aber, da ja der Ductus venosus Arantii *(4. D a)* obliteriert, ihr gesamtes Blut durch die Leber schicken. So ist der Pfortaderkreislauf vollendet.

362. Bildung des Magen-Darmkanals.

Der primitive **Darm** ist anfangs ein vom Kopf bis zum Steiß hin ziehender gerader Schlauch. Der Ductus omphalomesaraicus hat seine Insertion an derjenigen Stelle, die später dem unteren Abschnitte des Ileums entspricht. Hier macht das Rohr in der 4. Woche eine gegen den Nabel hin gerichtete, leichte Knickung (Fig. 320. *I*). Es ist schon mitgeteilt, daß der Ductus später obliteriert (Darmnabel) und sich schließlich als Faden vom Darmrohr ablöst; letzterer ist noch im 3. Monate erkennbar. In seltenen Fällen erhält sich jedoch ein mit dem Darm in Verbindung bleibendes, kurzes, blindgeschlossenes Rohr als Rest des nicht völlig obliterierten Ductus. Es ist dies das sog. „echte Darmdivertikel"; mitunter geht von demselben ein Strang zum Nabel, der entweder obli-

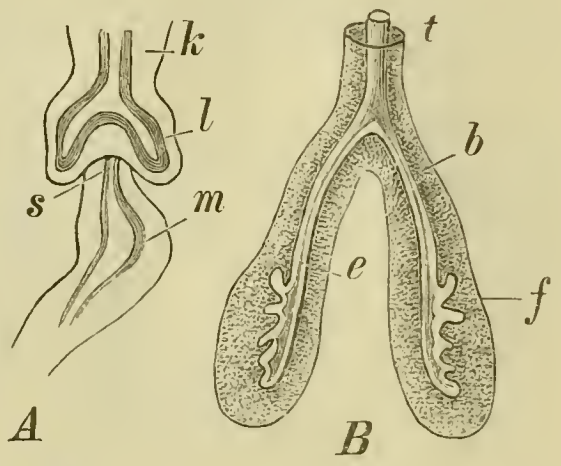
Echtes Darmdivertikel.

Fig. 320.



Entwicklung des Darmes. *v* Magen. — *o* Insertion des Ductus omphalomesaraicus, — *t* Dünndarm, — *c* Colon, — *r* Mastdarm. (Schematisch.)

Fig. 321.



Bildung der Lungen: — *A* Ausstülpung der Lungen als Doppelsäckchen. — *k* Mesoblastlage, — *l* Entoblastlage, — *m* Magen, *s* Speiseröhre. — *B* Weitere Verästelung der Lungen: *t* Trachea, *be* Bronchi, *f* hervorsprossende Drüsenbläschen.

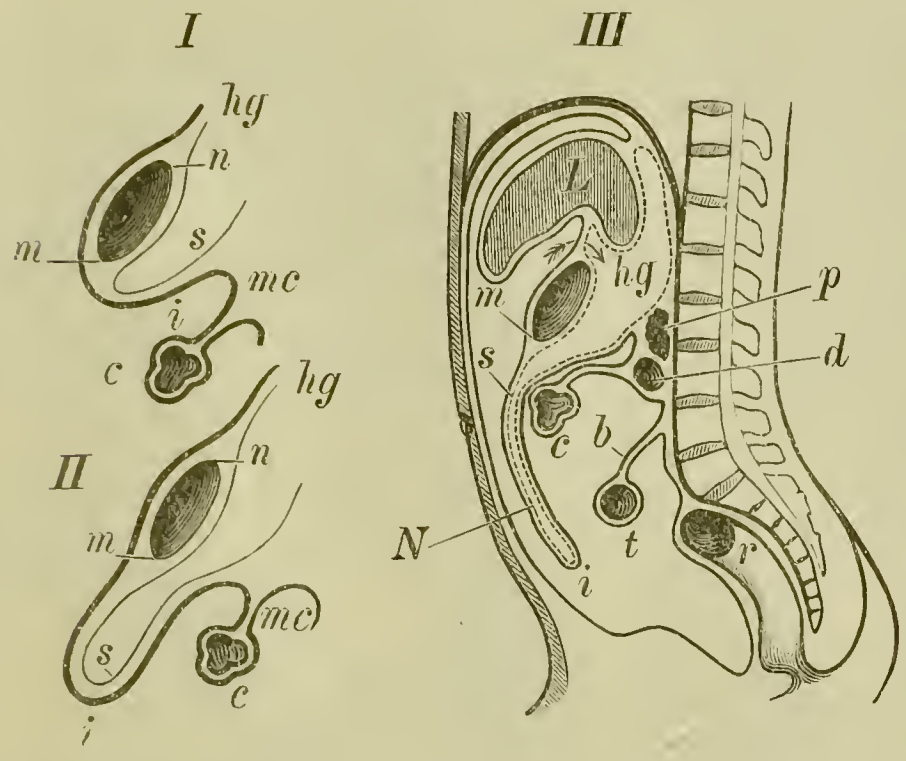
terierte oder noch wegsame Vasa omphalomesaraica führt. In seltenen Fällen kann sogar nach der Geburt der Ductus bis durch den Nabel hinaus offen bleiben, so daß also eine angeborene Ileumfistel vorhanden ist, oder endlich, es können aus dem Divertikel Cystenbildungen hervorgehen. Beim vierwöchentlichen menschlichen Embryo kann man bereits die Mundhöhle, den Pharynx, die Speiseröhre, den Magen, das Duodenum, den Mesenterialdarm und den Enddarm nebst Kloake unterscheiden. — Weiterhin bildet nun der Darm die erste Schlinge (Fig. 320 *II*), indem er sich an der Darmnabelstelle so dreht, daß das der knieförmigen Biegung zunächst liegende untere Stück des Darmes nach oben gedreht wird, das obere nach unten. Vom unteren Schenkel dieser Schlinge wachsen nun, stetig sich verlängernd, die Dünndarmschlingen hervor (*III. t*). Aus dem oberen Schlingenschenkel, der sich verlängert, wird der Dickdarm so gebildet, daß zuerst das Colon descendens, dann durch Verlängerung das Colon transversum und endlich ebenso das Colon ascendens entsteht.

Erste Schlingenbildung.

Ausstülpungen aus dem Darme. Der Darmkanal erzeugt durch Ausstülpungen verschiedene Drüsen; an diesen beteiligen sich die Zellen des Hypoblasts, welche zu den Sekretionszellen der Drüsen werden, sowie der Darmfaserplatte, welche die gestaltgebenden Drüsenmembranen liefert. *Speicheldrüsen.* Diese Ausstülpungen sind der Reihe nach: — 1. die anfangs soliden Speicheldrüsen, welche zu stark ramifizierten Drüsenkörpern schon früh von dem Munddarme hervorsprossen. *Lungen.* — 2. Die Lungen entstehen als zwei getrennte Hohlbläschen (Fig. 321. *A. l*), die ein einfaches Vereinigungsrohr zum Ursprung haben, als Ausstülpungen der Speiseröhre. Der obere Teil des vereinigten Trachealrohres wird zum Kehlkopf. Die beiden Bläschen wachsen nach dem Typus einer sich verästelnden, schlauchförmigen Drüse mit hohlen Sprossen *(B. f.)* In den frühesten Entwicklungsstadien existiert zwischen dem Epithel der Bronchien und dem der hervorgesproßten, primitiven Lungenbläschen kein wesentlicher Unterschied (*Stieda* [129]). — *Pankreas.* 3. Das Pankreas entsteht ähnlich den Speicheldrüsen, und zwar

ursprünglich in 2 Anlagen (*Hamburger* [130]), einer dorsalen und ventralen, welche sich nachher miteinander vereinigen. — 4. Die sehr frühzeitig auftretende Leber beginnt als eine Ausstülpung mittelst zwei hohler, primitiver Lebergänge, die sich verästeln zu den Gallengängen. An ihrer Peripherie treiben jedoch die Gänge solide Zellenmassen, die Leberzellen, welche somit auch vom Hypoblast abstammen. Bereits im 2. Monate ist die Leber groß, sie secerniert schon im 3. Monate. *Leber.*

Fig. 322.



Bildung des großen Netzes. — *I* und *II:* — *hg* Ligamentum hepatogastricum, *m* große und *n* kleine Kurvatur des Magens. — *s* hintere und *i* vordere Platte des Omentum. — *mc* Mesocolon, *c* Colon. — *III* (außer den Bezeichnungen wie bei *I* und *II*) *L* Leber. *t* Dünndarm, *b* Mesenterium, *p* Pankreas, *d* Duodenum, *r* Rectum, *N* großes Netz. (Schematisch.)

Peritoneum und Netzbildung

Die Innenfläche des Coeloms, die Oberfläche des Darmes und des Mesenteriums überkleiden sich mit einer serösen Haut, dem Bauchfell. Dasselbe trägt den zunächst noch einfachen Darm in einer Duplikatur oder Falte. Am Magen, der anfangs als eine spindelförmige Erweiterung des Tractus senkrecht steht, heißt diese Falte das Mesogastrium. Später legt sich der Magen auf die Seite, und zwar so, daß die linke Fläche zur vorderen, die rechte zur hinteren wird. Hierdurch ist die Insertion des Mesogastriums, die anfangs nach hinten (der Wirbelsäule zu) gewendet war, nach links gerichtet; die Insertionslinie bildet die Gegend der großen Kurvatur, die sich weiterhin noch mehr krümmt. Von der großen Kurvatur verlängert sich nun das Mesogastrium als ein beutelförmiger Anhang (Fig. 322. *I* und *II s i*), welcher die Bursa omentalis ist, soweit abwärts, daß derselbe über das Colon transversum und die Dünndarmschlingen hinwegreicht *(III N)* Da das Mesogastrium ursprünglich zwei Platten hat, so muß die von ihm gebildete Duplikatur, der Netzbeutel, vier Platten haben. Im 4. Monate verwächst die hintere Fläche des Netzbeutels mit der Oberfläche des Colon transversum.

363. Bildung der Harn- und Geschlechtsorgane.

Harnorgane. — Die harnbildende Drüse tritt entwicklungsgeschichtlich in drei Organen auf, welche nacheinander in Funktion treten: 1. die Vorniere (Pronephros), — 2. die Urniere (Mesonephros), — 3. die definitive Niere (Metanephros). *Harnorgane.*

1. Die Vorniere ist bei den Amnioten (und Selachiern) nur ein rudimentäres embryonales Organ, — bei den übrigen Vertebraten hat sie in der Embryonal- oder Larvenzeit noch eine Tätigkeit, sie ist hier die provisorische embryonale Niere (wie der *Wolff*sche Körper es für die Amnioten ist). Bei Knochenfischen unterscheidet man an ihr Kanälchen, welche mittelst Trichteröffnung vorn innerhalb der Leibeshöhle beginnen und in einen gemeinsamen Ausführungsgang übergehen, der in der Kloake mündet. Vor den Trichtern liegt der Glomerulus, dessen Sekret in die Kanälchen weiter befördert wird. Der Ausführungsgang der Vorniere, Vornierengang, dient später als Ausführungsgang für die Urniere: Urnierengang, *Wolff*scher Gang; über die Entstehung desselben gehen die Ansichten noch auseinander. *Vorniere.*

2. Bei den Amnioten ist die Urniere (Mesonephros, *Wolff*scher Körper) das fötale harnabsondernde Organ. Dem Urnierengange oder *Wolff*schen Gange (s. oben) innen aufsitzend, entstehen im Mesoblast von der Leberhöhe abwärts eine Reihe kleiner Schläuche, welche an ihrem Ende durch Hineinwachsen eines Gefäßknäuels zu einem dem Glomerulus der Niere ähnlichen Gebilde werden. Die Schläuche verlängern sich, knäueln sich in Windungen und vervielfältigen sich noch durch Zuwachs neugebildeter und mit ihnen in Kommunikation tretender, akzessorischer Röhrchen. Das Kopfende des *Wolff*schen Ganges ist anfangs geschlossen, sein unteres Ende, welches in einer in die Leibeshöhle *Urniere. Urnierengang.*

hinein vorspringenden Falte (Plica urogenitalis) liegt, öffnet sich (beim Kaninchen am 11. Tage) in den Sinus urogenitalis. Bei den Anamniern ist die Urniere zeitlebens bleibende harnabsondernde Drüse; bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren dagegen funktioniert die Urniere nur kurze Zeit während des embryonalen Lebens; sie wird bald nach ihrer Anlage zurückgebildet und bleibt nur soweit erhalten, als sie in den Dienst des Geschlechtsapparates tritt (s. unten).

Niere. 3. Dicht oberhalb der Ausmündung des *Wolff*schen Ganges sproßt die definitive Niere (Metanephros) als „Nierengang“ aufwärts aus ihm hervor (*Kupffer*[131]). Der verlängerte Gang verästelt sich weiter strauchförmig an seinem oberen Ende, und diese Nebenäste bilden endlich Windungen. *Harnkanälchen,* Jedes Kanälchen gestaltet sich an seinem Ende wie eine gestielte Kautschukblase, die in sich selbst napfförmig eingedrückt ist, in diesen Raum dringt der *Kapseln.* selbständig gebildete Gefäßknäuel hinein und wird hier innig umwachsen. Der Nierengang *Ureter.* mündet weiterhin selbständig in den Sinus urogenitalis und wird zum Ureter. Die Stelle, an welcher die Verästelung anhebt, wird zum Nierenbecken, die Ästchen selbst zu den Harnkanälchen. — Nach einer anderen Anschauung entwickelt sich die bleibende Niere aus zwei getrennten Anlagen: aus dem Nierengang, dem späteren Ureter, nur die Marksubstanz mit den Sammelröhren, die Rindensubstanz dagegen mit den gewundenen Kanälchen und *Henle*schen Schleifen aus einer besonderen Anlage, dem Nierenblastem. Erst später treten die beiden Anlagen zueinander in Beziehung. — *Toldt*[132] fand im 2. Monate bereits *Malpighi*sche Körperchen fertig in der Menschenniere, im 4. Monate *Henle*sche Schleifen. *Blase.* — Die Harnblase entsteht in erster Andeutung schon um die 4. Woche, dann deutlicher im 2. Monate aus dem Anfangsteil der Allantois (Fig. 323, *4 a*). Der obere Teil geht als obliterierter Uraehus in das Lig. vesicae medium über [das oft noch von der Blase aus eine kleine Strecke weit sondierbar bleibt]; doch erhalten sich selbst beim Erwachsenen im unteren Drittel noch oft offene Urachusstellen, die zur Cystenbildung Veranlassung geben können. Nach *Keibel*[133] geht die Entwicklung der Blase in der Weise vor sich, daß der gemeinsame Kloakenraum durch zwei laterale Falten in einen vorderen Raum (die Anlage der Harnblase) und in einen hinteren Raum (Mastdarm) geschieden wird. Angeborene Kommunikationen zwischen Blase und Mastdarm sind so als Hemmungsbildungen leicht verständlich.

Innere Geschlechtsorgane. **Innere Geschlechtsorgane.** — Vor und nach innen vom *Wolff*schen Körper entsteht im Mesoblast die Keimdrüse (Fig. 323, *I. D*) bei beiden Geschlechtern ursprünglich gleich (Zwitterstadium). Sie erscheint zuerst als eine längliche Hervorragung und ist von hohen Epithelien der Mittelplatten, dem Keimepithel überkleidet. Von diesem leiten sich die Keimzellen her; im männlichen Geschlecht die Ursamenzellen (vgl. pag. 878), im weiblichen die Ureier (vgl. pag. 880). Außerdem bildet sich parallel dem *Wolff*schen Gange *(W)* ein Kanal, der abwärts ebenfalls in den Sinus urogenitalis mündet: der *Müller*sche Gang oder Geschlechtsgang *(M)*. Derselbe entsteht anfangs als lineare Furche im Keimepithel, die sich dann tiefer einsenkt und sich zu einem anfangs soliden Strang abschnürt, der später hohl wird. Die obere Öffnung des Ganges öffnet sich frei in die Bauchhöhle; die unteren Enden beider Gänge verschmelzen eine Strecke weit.

Hodenbildung. Beim männlichen Geschlechte — dringen vom *Wolff*schen Körper (Urniere) aus, an welchem man zweierlei Schläuche unterscheiden kann, die schmäleren in die Keimdrüsenanlage ein (Sexualteil des *Wolff*schen Körpers). Diese Schläuche, die mit dem *Wolff*schen Gange in Verbindung stehen, werden zu den Hodenkanälchen und dem Nebenhoden *(E)*, der *Wolff*sche Gang zum Vas deferens *(III, V)* nebst Samenblase. Der übrige Teil des *Wolff*schen Körpers geht atrophisch unter. Einige versprengte Röhrchen *Müllersche Gänge beim Manne.* werden zu den Vasa aberrantia *(a)* des Hodens. — Die *Müller*schen Gänge (die eigentlichen Ausführungsgänge der Keimdrüsen) gehen beim Manne unter bis auf das unterste Stück, welches zum Uterus masculinus s. Vesicula prostatica *(III, u)* (Analogon des Uterus) wird.

Urniere beim Weibe. Beim weiblichen Geschlechte — gehen die Schläuche des *Wolff*schen Körpers (Urniere) bis auf einen Rest im Innern flimmernder Röhren [Parovarium *(II, P.)*] zugrunde, ebenso die *Wolff*schen Gänge. Die letzteren erhalten sich jedoch dauernd bei Wiederkäuern, Pferd, Schwein, Katze, Fuchs als *Gartner*sche Gänge. — *Gartnersche Gänge.* Der *Müller*sche Gang franst sich in seiner oberen Öffnung als Fimbria *(F)*, an der oft eine Hydatide aufsitzt (h^1). *Genitalstrang.* Am unteren Ende verwachsen die beiden *Müller*schen Gänge (Ende des zweiten Monats) und bilden in ihrem vereinten Lumen Vagina und Uterus *(U)*, während *Uterus et vagina duplex.* je ihr oberer, freier Teil zur Tube *(T)* wird. (Hiernach erklärt sich der Uterus und die Vagina duplex als durch Nichtverschmelzung entstandene Hemmungsbildung.) Die Vagina ist ursprünglich epithelial verklebt; [Hemmungsbildung: Atresia vaginae]. Die *Müller*schen Gänge mündeten ursprünglich in den untersten, hinteren Teil der Harnblase ein, unterhalb der Ureteren [Sinus urogenitalis, *(S)*], später wird dieser Blasenteil so nach hinten hin ver-

längert, daß Vagina (vereinte *Müller*sche Gänge) und Harnröhre nur noch tief unten im Vestibulum vaginae ihre Vereinigung finden.

Descensus testiculorum.

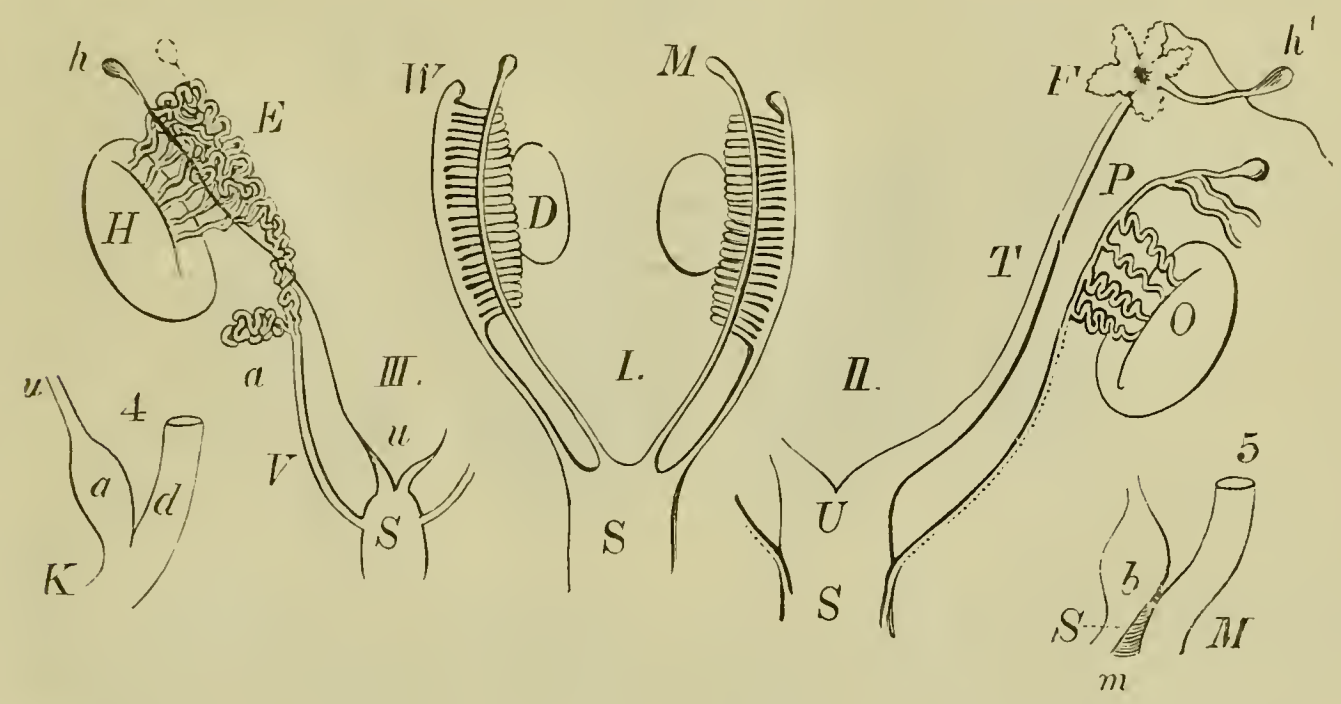
Der Hoden liegt ursprünglich in der Lendengegend des Abdomens (Fig. 324, *I t*), von einer Bauchfellfalte (Mesorchium, *m*) getragen. Vom Hilus des Hodens verläuft durch den Leistenkanal bis in den Grund des Scrotums ein Strang, das Gubernaculum Hunteri. Zugleich bildet sich ganz selbständig vom Peritoneum aus ein scheidenartiger Fortsatz bis in den Grund des Hodensackes aus *(p r)*. Ein Zurückbleiben des Gubernaculum Hunteri in seinem Wachstum oder eine Schrumpfung bewirkt nun, daß der Hoden durch den Leistenkanal in das Scrotum niedergezogen wird. Hierbei nimmt er von der Fascia abdominis superficialis oder transversalis als Umhüllung die Tunica vaginalis communis mit, die vom Obliquus ascendens und transversus zugleich mit hinabgezogenen Muskelfaserschlingen stellen den Cremaster dar. Der Bauchfellüberzug des Hodens wird zum Doppelsack der Tunica vaginalis propria; der Processus vaginalis peritonei obliteriert in der Regel und liefert verkümmerte Reste als Lig. vaginale. Bleibt dieser mit der Peritonealhöhle kommunizierende Scheidenfortsatz offen, so ist der Weg für eine Hernia inguinalis externa congenita gegeben.

Angeborene Leistenhernie.

Descensus ovariorum.

Auch die Ovarien treten etwas nach abwärts. Ein dem Gubernaculum Hunteri ähnlicher, durch den Leistenkanal ziehender Gang wird später zum muskelhaltigen Lig. uteri

Fig. 323.



Entwicklung der inneren Geschlechtsorgane. — *I.* Indifferenzzustand: *D* Keimdrüse, den Schläuchen des *Wolff*schen Körpers anliegend. *W Wolff*scher Gang, — *M Müller*scher Gang, — *S* Sinus urogenitalis. — — *II.* Umbildung in den weiblichen Typus: — *F* Fimbria mit der Hydatide h^1. — *T* Tube, — *U* Uterus, — *S* Sinus urogenitalis, — *O* Ovarium, — *P* Parovarium. — — *III.* Umbildung in den männlichen Typus: *H* Hoden, — *E* Nebenhoden nebst der Hydatide *h*, — *a* Vas aberrans, — *V* Samenleiter, — *S* Sinus urogenitalis, — *u* Uterus masculinus. — — *4. d* Enddarm, — *a* Allantois, — *u* Urachus, — *K* Kloake. — — *5. M* Mastdarm, — *m* Mittelfleisch. — *b* Blasenanlage. — *S* Sinus urogenitalis. (Schematisch.)

rotundum. Auch beim Weibe schickt das Peritoneum einen Proc. vaginalis durch den Leistenkanal hindurch (*Nuck*scher Kanal). Selten rücken sogar die Ovarien bis in die Labia majora, — während umgekehrt ein Verweilen der Hoden in der Bauchhöhle (Kryptorchismus) als Hemmungsbildung vorkommt.

Entwicklung der äußeren Geschlechtsteile.

Die äußeren Genitalien — sind anfänglich bei beiden Geschlechtern nicht zu unterscheiden (Fig. 324, *I*). In der 4. Woche befindet sich am Steiß eine gemeinsame Öffnung, Kloake, zugleich After und Urachusöffnung darstellend (Fig. 323, *4, K*). In der 6. Woche erscheint vor der Öffnung ein Höcker (Fig. 324, *I h*), der Geschlechtshöcker, dann seitlich entfernt von der Kloake jederseits ein großer Hautwulst *(II, w)*. Ende des 3. Monats zieht auf der unteren Seite der Geschlechtswarze eine Rinne zur Kloake hin, an deren beiden Seiten deutliche Ränder hervortreten *(II, r)*. In der Mitte des 3. Monats wird die Kloakenöffnung geteilt, indem sowohl von oben als auch von beiden Seiten sich Verlängerungen zwischen dem Urachus (nunmehr zur Blase geworden) (Fig. 323, *5, b*) und dem Mastdarm *(M)* als Mittelfleisch *(m)* einschieben.

Männliche Bildung.

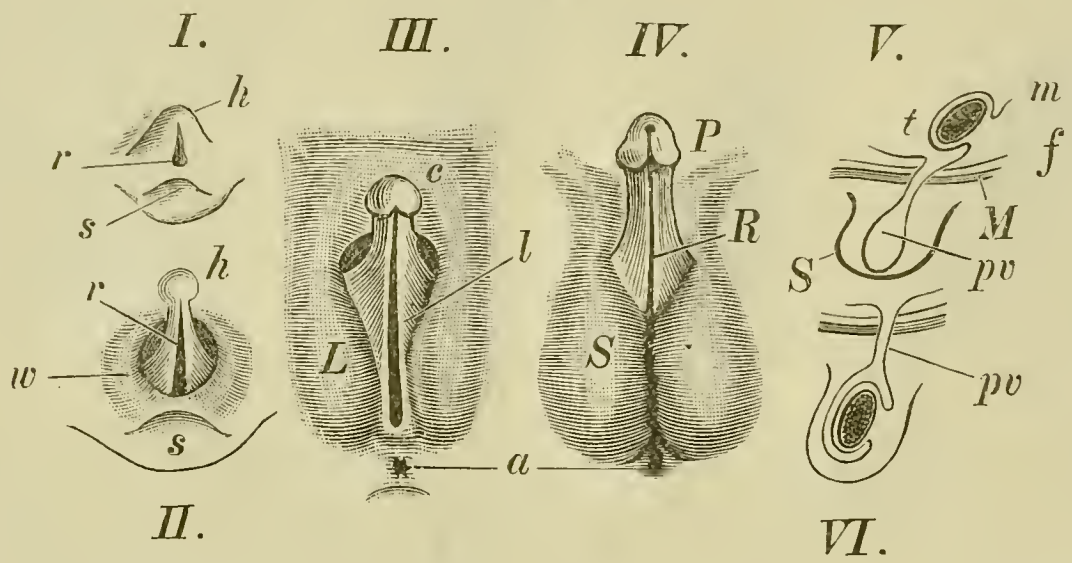
Beim Manne (Fig. 324, *IV*) wird nun der Geschlechtshöcker groß, seine Rinne verwächst von der Blasenöffnung an (Urachusöffnung der früheren Kloake) bis zur Spitze des Höckers in der 10. Woche. So wird der Eingang zur Blase auf die Spitze des Geschlechtshöckers verlegt. Unterbleibt diese Verwachsung entweder völlig oder zum Teil, so ist die

Hypospadie. Hemmungsbildung der Hypospadie vorhanden. Im 4. Monate entsteht die Eichel, im 6. das Praeputium, beide sind zuerst verklebt. Die in der Raphe zusammentretenden Hautwülste bilden das Scrotum.

Weibliche Bildung. Beim Weibe (*III*) bleibt der indifferente Zustand der ursprünglichen Geschlechtsanlage gewissermaßen permanent: der kleine Geschlechtshöcker wird zur Clitoris, die Ränder seiner Furche werden zu den Nymphen, die Hautwülste bleiben getrennt als Labia majora. Der Sinus urogenitalis ist kurz geblieben wie er war (er wird zum Vestibulum vaginae), während er beim Manne durch Schluß der Genitalrinne ein langes Ansatzrohr erhalten hat.

Zwitterbildung. **Zwitterbildung.**[134] — In seltenen Fällen verbleiben beim Menschen die äußeren Geschlechtsorgane in ihrer ursprünglichen indifferenten Anlage (etwa wie Fig. 324 *II*), also in einer Hemmungsbildung, bei welcher eine äußere Geschlechtsbestimmung unmöglich ist, während die inneren Geschlechtsdrüsen einem bestimmten Geschlecht angehören: Pseudo-Hermaphroditismus. — Sehr selten dagegen kommt es vor, daß die inneren Geschlechtsdrüsen beiderlei Geschlechts sind, daß das Individuum also sowohl Ovarium wie Hoden besitzt, die äußeren Genitalien sind dabei nicht typisch ausgebildet: diese Fälle werden als Hermaphroditismus verus bezeichnet.

Fig. 324.



Entwicklung der äußeren Genitalien. *I.* und *II.*: *h* Geschlechtshöcker, *r* Geschlechtsrinne. *s* Steiß, *w* Hautwülste. — *IV.*: *P* Penis, *R* Raphe penis, *S* Scrotum. — *III.*: *c* Clitoris, *l* Labia minora. *L* Labia majora, *a* After. — *V.* und *VI.*: Descensus testiculi: *t* Testis, *m* Mesorchium. *p v* Processus vaginalis peritonei, *M* Bauchwand, *S* Scrotum. (Schematisch.)

Geschlechtsverhältnis. Männliche und weibliche Individuen treten bei jeder Tierart in einem bestimmten Verhältnis zu einander auf; die Zahl, welche angibt, wieviel männliche Individuen auf 100 weibliche kommen, wird als Geschlechtsverhältnis bezeichnet. Beim Menschen kommen nach statistischen Feststellungen auf 100 Mädchengeburten rund 106 Knabengeburten. — *Bestimmung des Geschlechtes.* Hinsichtlich der Bestimmung des Geschlechtes haben zahlreiche Untersuchungen der letzten Zeit ergeben, daß das Geschlecht durch die Geschlechtszellen vererbt wird, und zwar haben die Geschlechtszellen selbst bereits eine bestimmte geschlechtliche Tendenz. Das eine Geschlecht bildet nur Keimzellen von einer Art, die also alle dieselbe geschlechtliche Tendenz besitzen, und zwar die eigene; dieses Geschlecht wird als homogametisch bezeichnet. Das andere Geschlecht dagegen bildet zweierlei Keimzellen, die Hälfte hat die eigene geschlechtliche Tendenz, die andere Hälfte hat die entgegengesetzte Tendenz; dieses Geschlecht wird als heterogametisch bezeichnet. Bei den verschiedenen Tierarten ist bald das weibliche Geschlecht das homogametische und das männliche also das heterogametische, bald ist es auch umgekehrt. Für den Fall, daß das weibliche Geschlecht das homogametische ist, haben also alle Eier dieselbe, nämlich weibliche Tendenz, die Spermatozoen dagegen haben zur Hälfte ebenfalls weibliche, zur anderen Hälfte dagegen männliche Tendenz. Kommt bei der Befruchtung ein Ei mit einem Spermatozoon weiblicher Tendenz zusammen, so entsteht natürlich ein weibliches Individuum, kommt dagegen ein Ei mit einem Spermatozoon männlicher Tendenz zusammen, so überwiegt die männliche Tendenz und es entsteht ein männliches Individuum. Für einen derartigen Unterschied der Spermatozoen ist nun in der Tat bei vielen Tieren auch eine morphologische Grundlage gefunden worden, nämlich ein Unterschied im Chromosomengehalt: Dimorphismus der Spermatozoen; die eine Art der Spermatozoen enthält ein Chromosom mehr als die andere. Dieses überzählige Chromosom wird als X-Chromosom, Heterochromosom oder auch direkt als Geschlechtschromosom bezeichnet. Ein entsprechender Unter-

schied im Chromosomengehalt wird dann auch bei den männlichen und weiblichen Körperzellen gefunden. Bei dem Nematoden Ancyracanthus enthalten z. B. die weiblichen Körperzellen 12, die männlichen dagegen nur 11 Chromosomen. Bei der Bildung der Geschlechtszellen durch Reduktionsteilung erhalten die Eier die Hälfte der Chromosomenzahl, also 6, alle Eier sind also unter sich durchaus gleichartig. Bei der Bildung der Spermatozoen dagegen aus Zellen mit nur 11 Chromosomen entstehen zwei verschiedene Arten von Spermatozoen in gleicher Anzahl: die eine Hälfte hat 6, die andere nur 5 Chromosomen, die eine Hälfte der Spermatozoen hat also ein Chromosom mehr, eben das sog. X-Chromosom. Wird nun ein Ei mit 6 Chromosomen befruchtet von einem Spermatozoon mit ebenfalls 6 Chromosomen, so entsteht eine befruchtete Eizelle mit 12 Chromosomen, also ein weibliches Individuum. Wird dagegen ein Ei befruchtet von einem Spermatozoon mit nur 5 Chromosomen, so entsteht eine befruchtete Eizelle mit nur 11 Chromosomen, also ein männliches Individuum. — Es gibt auch noch andere Unterschiede zwischen den verschiedenen Spermatozoen. So kommt es vor, daß zwar die verschiedenen Spermatozoen dieselbe Zahl von Chromosomen enthalten, daß aber die eine Art ein großes sog. Idiochromosom, die andere ein kleines Idiochromosom enthält. (Vergl. *Correns*[79], *Goldschmidt.*[80])

364. Bildung des Centralnervensystems.

Vorderhirn.

An jeder Seite der Vorderhirnblase = Prosencephalon (§ 354) wächst eine große, gestielte Hohlblase hervor, die Anlage der Großhirnhemisphäre = Telencephalon (Anlage für Rhinencephalon, Pallium und Corpus striatum). Die relativ enge Öffnung in dem Stiele ist die Anlage des Foramen Monroi. Der in der Größe zurückbleibende Mittelteil hinter beiden Halbkugeln ist das Zwischenhirn = Dienecephalon (Anlage des Thalamus nebst Meta- und Epithalamus), in dessen Innerem der 3. Ventrikel liegt, welcher sich im 2. Monat „trichter"förmig nach der Basis zu verlängert als Tuber cinereum mit dem Infundibulum. Die vom Boden des Zwischenhirns an beiden Seiten hervorwachsenden Thalami engen das Foramen Monroi zu einer halbmondförmigen Spalte ein.

Zwischenhirn.

Im 2. Monate entstehen ferner an der Basis die Corpora candicantia, im 3. Monate das Chiasma; im Innern des 3. Ventrikels bilden sich im 3. Monate die Commissuren. Die Hypophyse ist eine Ausstülpung der Rachenschleimhaut durch die Schädelbasis gegen das ihr entgegengerichtete, hohle Infundibulum hin (*Mihalkowitsch*[135]), welche sich später abschnürt. — Der durch das Foramen Monroi in die Hemisphärenhöhle hineinwachsende Plexus chorioideus ist eine gefäßhaltige Wucherung des Ependyms. Im 4. Monate entsteht das Conarium, und es decken zu dieser Zeit die Hemisphären bereits die Vierhügel. Im Innern der Höhle der Hemisphäre entsteht im 2. Monate der Streifenhügel, im 4. Monate das Ammonshorn. Im 3. Monate entsteht die Fossa Sylvii, in deren Grunde die Insel, als ein Teil des ursprünglichen Vorderhirnstammes sich bildet, über die sich am Ende des Fötallebens der Klappendeckel herüberwölbt. Vom 7. Monate an bilden sich die bleibenden Hirnwindungen.

Mittelhirn.

Die Mittelhirnblase = Mesencephalon (Anlage für Corpora quadrigemina und Pedunculi cerebri) wird allmählich von den nach hinten wuchernden Hemisphären überdeckt; die Höhle derselben wird zu dem Aquaeductus Sylvii eingeengt. Auf der Oberfläche der Blase entsteht eine Vierteilung: Corpora quadrigemina, indem im 3. Monate sich eine Längs- und im 5. Monate eine Querfurche ausbildet. Am Boden bilden sich als Verdickungen die Hirnstiele.

Hinterhirn.

An dem Hinterhirn = Metencephalon (Anlage für Pons und Cerebellum) entstehen gesondert die Halbkugeln des Kleinhirns, welche hinterwärts wachsend sich in der Mittellinie vereinigen. Im 6. Monate werden die Halbkugeln entwickelter und es bildet sich der Vermis. Das Kleinhirn deckt die darunter liegende, nicht geschlossene Stelle des Medullarrohres bis zum Calamus. Am Boden des Hinterhirns entsteht im 3. Monate der Pons.

Nachhirn.

Das spindelförmig sich abwärts verjüngende Nachhirn = Myelencephalon wird zur Oblongata. Während Boden- und Seitenwandungen dieses Abschnittes sich stark verdicken, bleibt die Decke äußerst dünn und stellt beim Erwachsenen nur eine einfache Lage platter Zellen dar, welche den Verschluß des 4. Ventrikels bildet. Die weiche Hirnhaut wuchert mit zwei Reihen verästelter, blutgefäßreicher Zotten in den Hohlraum des Nachhirnbläschens hinein (Tela chorioidea inferior) und treibt dabei die dünne Epitheldecke vor sich her. Wird die weiche Hirnhaut und das hintere Adergeflecht vom verlängerten Mark abgezogen, so wird damit auch die Epitheldecke des 4. Ventrikels entfernt, welcher nunmehr nach hinten zu offen steht.

Rückenmark.

Aus dem Medullarrohr abwärts vom Nachhirn entsteht das Rückenmark: — die graue Substanz zunächst der Höhle; später bildet sich um diese herum die weiße Substanz

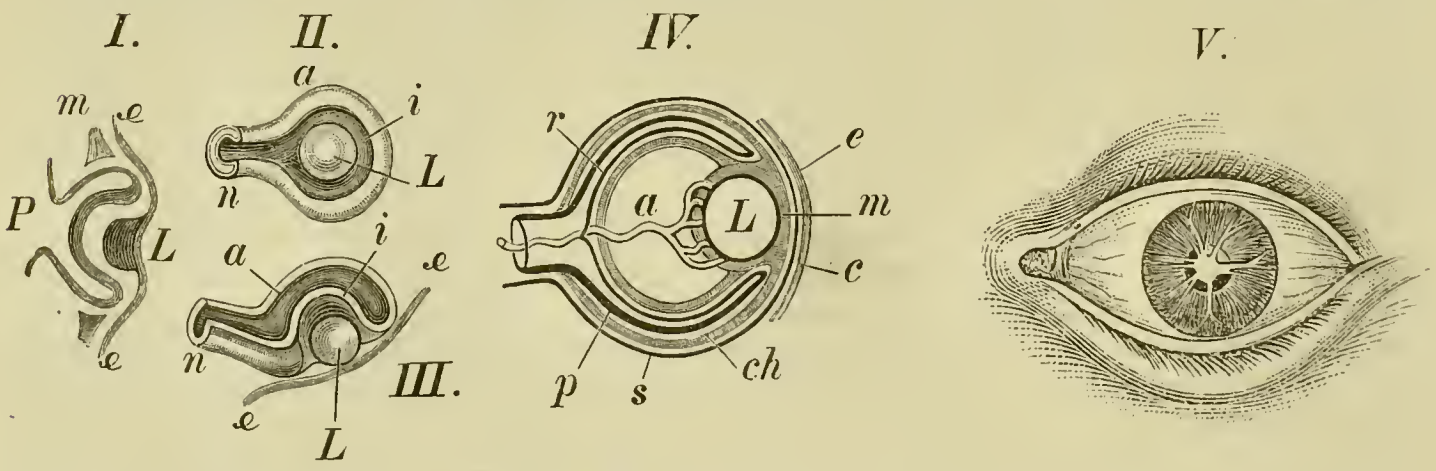
durch Auswachsen der Achsencylinderfortsätze aus den Ganglienzellen. Anfänglich reicht das Rückenmark bis zum Steißbein; die aus ihm entspringenden Nerven gehen unter rechtem Winkel von ihm ab, direkt zu den Zwischenwirbellöchern hin. Vom 4. Monat ab bleibt aber das Rückenmark in seinem Wachstum gegen die Wirbelsäule zurück; infolgedessen muß es mit seinem unteren Ende im Wirbelkanal emporsteigen. Beim Erwachsenen reicht daher das Rückenmark nur bis zum 1. bis 2. Lendenwirbel und die Nerven verlaufen vom Rückenmark aus schräg abwärts zu ihren Austrittslöchern. Die vom untersten Teil des Rückenmarks ausgehenden Nerven kommen so eine ganze Strecke weit in den Wirbelkanal zu liegen, ehe sie zu den zu ihrem Durchtritt dienenden Kreuzbeinlöchern gelangen. — Die Tastnerven des Foetus vermögen Reflexbewegungen hervorzurufen (z. B. beim Druck auf die durchfühlbaren Kindesteile). Die ersten Muskelanlagen erscheinen am Rücken im 2. Monate, im 4. Monate werden sie rötlich, um die Hälfte der Schwangerschaft erscheinen die ersten, fühlbaren Kindesbewegungen, und zwar wahrscheinlich als Reflexe (da sie auch bei Acephalen beobachtet werden).

Spinalganglien. Die Spinalganglien — entwickeln sich aus einem besonderen Streifen, welcher jederseits längs des Medullarrohres, zwischen diesem und dem seine direkte Fortsetzung bildenden Hornblatte liegt (*His*[136]). Die Spinalganglien stellen den Ursprungskern der sensiblen Nerven dar; von ihnen aus bildet sich eine Verbindung zum Rückenmarke und *Periphere Nerven.* wächst nach der Peripherie hin die periphere Nervenbahn aus. Auch die Sinnesnerven wachsen von außen her in das Centralorgan hinein. Die motorischen Nervenwurzeln wachsen von den Ganglienanlagen im Centralorgan (Neuroblasten) in die Peripherie hinein (*His*[136]). — Anfangs sind die Nerven marklos. Vier Wochen alte, menschliche Embryonen zeigen die Spinalganglien, die vorderen Wurzeln und teilweise die Stämme der Spinalnerven, wogegen die hinteren Wurzeln noch fehlen. Die Ganglien des 5., 7., 8., 9., 10. Hirnnerven und teilweise ihre Ursprünge sind vorhanden, dagegen vermißte *His* den 1., 2., 3., 12. Kopfnerv sowie den Sympathicus. [Föten mit Mangel des Rückenmarkes zeigen, daß die vorhandenen hinteren Wurzeln und die sensiblen Nerven von den Spinalganglien ausgehen.] Über die Entwicklung der Markscheiden-Umhüllung vgl. pag. 661, 721.

365. Bildung der Sinnesorgane.

Entwicklung des Auges. **Auge.** — Die primäre Augenblase wächst bis gegen die äußere Bedeckung des Kopfes (Epiblast) und wird nun von vorn her in sich selbst zurückgestülpt, so daß

Fig. 325.



Entwicklung des Auges: — *I.* Einstülpung des Linsensäckchens (*L*) in die primäre Augenblase (*P*). *e* Epidermis, *m* Mesoblast. — *II.* Die eingestülpte primäre Augenblase von unten gesehen. *n* Sehnerv, *a* die äußere, *i* die innere Lage der eingestülpten Blase. *L* Linse. — *III.* Dieselbe Bildung im Längsschnitt. — *IV.* Weitere Entwicklung: *e* Corneaepithel, *c* Cornea, *m* Membrana capsulopupillaris, *L* Linse, *a* Arteria centralis retinae, *s* Sklera, *ch* Chorioidea, *p* Pigmentepithel der Netzhaut, *r* Netzhaut. — *V.* Persistierender Rest der Pupillarmembran. (Schematisch.)

die gestielte Blase nunmehr die Gestalt eines Eierbechers erhält (Fig. 325, *I*). Der Binnen- *Augenblase.* raum dieses Bechers, der spätere Augenbinnenraum, heißt jetzt die sekundäre Augenblase. Derjenige Teil der ursprünglichen Blase, welcher die Zurückstülpung erfahren hat (also der vordere konvexe, der nun konkav zurückgebogen ist), wird zur Retina (*IV. r*), der hintere Teil der Blase wird zum pigmentierten Chorioideal-(Retinal-)Epithel (*IV. p*). Der Stiel ist der spätere Nerv. optieus. Die Einstülpung der primären Augenblase erfolgt jedoch nicht genau nach diesem einfachen Schema, sondern bei derselben bildet sich an der eierbecherförmigen Gestalt von unten ein Schlitz, durch welchen die Anlage des späteren Glaskörpers in das Auge eindringt. Diese Spalte, die sich vom Stiel der Augenblase bis

zum Rande des eingestülpten Bechers hinzieht *(II)*, heißt Coloboma. Dasselbe markiert sich vorn als pigmentloser Schlitz. Am Stiel der Augenblase zieht dieser als Rinne bis zur Basis der Großhirnblase weiter und in diese Rinne legt sich die Art. centralis retinae. Die Ränder des Coloboma verwachsen später vollständig miteinander; bleibt aber in seltenen Fällen die Vereinigung aus, so wird in der Retina und im Chorioidealpigmente ein Streifen fehlen müssen; wir haben es dann mit einer angeborenen Mißbildung, einer Hemmungsbildung, dem Colobom der Chorioidea und Retina, zu tun. *Colobom.*

Die Einstülpung der primären Augenblase von vorn her wird dadurch bewirkt, daß ein vom Ektoderm stammendes Säckchen sich in die primäre Augenblase hineinlagert *(IL)*. Aus ihm wird die Linse, die ihre epitheliale Abstammung (vom Ektoblast) auch im späteren Leben noch durch ihre Wachstumsverhältnisse zu erkennen gibt (§ 154, 2). Derjenige Teil des Ektoderms, welcher vor der Linse her die Augenblase überzieht, wird später das geschichtete, vordere Corneaepithel. Die Pigmentschicht der eingestülpten Augenblase setzt sich vom Rande des Eierbechers über das Corpus ciliare und über die hintere Fläche der später gebildeten Iris fort. Es ist klar, daß ein persistierendes Colobom auch zur Bildung eines pigmentlosen Streifens auf der Iris oder selbst einer Spalte führen muß, dem Coloboma iridis. — Die Substanz der Chorioidea, der Sklera und Cornea bilden sich aus dem Mesenchym rings um die Augenanlage herum *(m)*. — Die Kapsel der Linse ist anfangs völlig umschlossen von einer gefäßhaltigen Membran, der Membrana capsulopupillaris. Später weicht die Linse mehr nach hinten in den Augenraum zurück, der vordere Teil der Capsulopupillarmembran bleibt jedoch im vorderen Augenteile, und gegen diesen wächst der Irisrand (7. Woche) heran, so daß nun die Pupille durch diesen Teil der gefäßhaltigen Kapsel (Membr. pupillaris) verschlossen ist. Die Gefäße der Iris gehen in die der Pupillarmembran über, die der hinteren Linsenkapsel liefert die Art. hyaloidea, eine Fortsetzung der A. centralis retinae, ihre Venen gehen in die der Iris und Chorioidea über. Im 7. Monate verschwindet die Pupillarmembran. Als Hemmungsbildung kann sie sogar das ganze Leben hindurch bestehen *(V)*. *Linse.* *Cornea.* *Iris.* *Pupillarmembran.*

Gehörorgan. — Zu beiden Seiten des Nachhirns entsteht vom Ektoblast aus ein eingestülptes Grübchen, welches sich von außen gegen das Hirn einsenkt: die Labyrinthgrube. Die Grube schließt sich später völlig vom Ektoderm ab (ähnlich wie die Linse) und heißt nun Labyrinthblase. Sie stellt die Vorhofsblase dar, aus welcher dann im 2. Monate die halbzirkelförmigen Kanäle und die Schnecke durch Sprossung hervorwachsen. Erst später erfolgt die Vereinigung des Gehirns mit dem Labyrinthe durch den Acusticus. — Die erste Kiemenspalte wird zu einem unregelmäßig gestalteten, relativ schmalen Gang, aus demselben entsteht die Paukenhöhle und die Tuba Eustachii. Die Ohrmuschel leitet sich von den wulstigen Rändern des ersten und zweiten Schlundbogens ab, die Tasche zwischen den Wülsten wird zum äußeren Gehörgang. *Bildung des Gehörorganes.* *Das Labyrinth.*

Geruchsorgan. — An der unteren, seitlichen Begrenzung des Vorderhirns bildet der Ektoblast ein mit verdicktem Epithel bekleidetes Grübchen, welches gegen das Hirn hin sich einsenkt, aber stets als Grube verbleibt: die Riechgrube. Die Riechnerven entstehen im Epithel derselben und verwachsen centripetal vorrückend mit dem Lobus olfactorius, der durch Ausstülpung aus dem Hemisphärenbläschen entsteht. Die Nasenhöhle erscheint zuerst als blindes Säckchen; die Choanen entstehen erst sekundär. *Bildung des Geruchsorganes.*

Geschmacksorgan. — Die Geschmackspapillen entwickeln sich erst in der letzten Zeit des Uterinlebens, einige Tage vor der Geburt erst erscheinen die Geschmacksknospen (*Fr. Hermann*[137]). *Bildung des Geschmacksorganes.*

366. Die Geburt.

Der Uterus wird mit dem Wachstum des Eies immer mehr gedehnt, seine Wände werden reicher an Muskelfasern und an Gefäßen. In der letzten Zeit „verstreicht“ auch der Hals des Uterus und nach 10 Menstruationsperioden, also gegen den 280. Tag der Schwangerschaft, beginnen die „Wehen“ zur Entleerung des Inhaltes. Sie treten von freien Zwischenräumen unterbrochen auf; jede Wehe beginnt allmählich, erreicht dann ihre Höhe und nimmt langsam wieder ab. Bei jeder Wehe nimmt die Wärme im Uterus zu (*Hennig*[138]). Die Herztätigkeit der Frucht wird bei jeder Wehe etwas verlangsamt und geschwächt, infolge einer Vagusreizung in der Oblongata der Frucht (§ 282, I, 3). *Wehen.*

Wehenkurve. Die Wehenbewegung verläuft peristaltisch von den Tuben zum Orificium in 20—30 Sekunden. Die durch die Bewegung verzeichnete Kurve hat gewöhnlich einen erheblich steileren aufsteigenden als niedersteigenden Schenkel, selten umgekehrt; mitunter sind beide Schenkel gleich (*Schatz*[139]). — Die Wehenkurve steigt langsam an, hält sich im Mittel gegen 8 Sekunden auf der Höhe und sinkt dann in 5—25 Sekunden ab. Die Frequenz der Wehen nimmt bis zum Ende der Geburt zu. In der ersten Hälfte der Eröffnungsperiode sind die Wehen am kürzesten, die Kurvenhöhe ist die niedrigste, die Pausen sind lang; in der 2. Hälfte werden die Wehen mit der Erweiterung des Muttermundes länger und stärker, es treten kombinierte Wehen auf (ähnlich superponierten Zuckungen, § 219). In der 1. Hälfte der Austreibungsperiode sind die Kurven höher, in der 2. Hälfte häufiger und höher, aber kürzer dauernd und mit kürzeren Zwischenpausen (*Schaeffer*[140]).

Wehendruck. Der Druck im Uteruskörper während einer Maximalwehe steigt im Laufe der Geburt infolge der fortschreitenden Entleerung bis auf das $1^1/_2$—6fache. Die Drucksteigerung hängt ab von der sich vergrößernden Wanddicke des Uterus, etwas auch von der sich vergrößernden Wandkrümmung desselben. Beide Momente würden an und für sich die Größe des Druckes noch höher treiben, wenn nicht die bei der Entleerung des Uterus eintretende Verkürzung der Muskelfasern die Kraft derselben beträchtlich verminderte (*Schatz*[139]) (§ 222, I, 3).

Polaillon[141] schätzt den Druck, welchen der Uterus bei der Wehe auf das Ei ausübt, auf 154 *kg*, dabei soll der Uterus bei jeder Wehe eine Arbeit leisten von 8,820 *kgm*. Der intrauterine Druck ist bis zum Blasensprung am größten, nach demselben nimmt er ab, um wieder gegen Ende der Geburt das Maximum zu erreichen (beim Pressen bis 400 *mm* Hg).

Ist die Frucht ausgestoßen, so bleibt zunächst die Placenta noch zurück, um welche sich unter weiteren Wehen der Uterus inniger zusammenzieht. Hierdurch strömt eine nicht unerhebliche Menge des Placentarblutes dem Kinde zu. Daher kann es geraten sein, die Abnabelung des Kindes nicht sofort nach der Geburt desselben auszuführen (vgl. § 34). Nach einiger Zeit erfolgt auch die Ausstoßung der aus der Placenta, den Eihäuten und der Decidua *Nachgeburt.* bestehenden „Nachgeburt“.

Einfluß der Nerven auf die Uterusbewegungen. Über die Abhängigkeit der Bewegung des Uterus vom Nervensystem ist folgendes ermittelt: — 1. Centrifugale Fasern verlaufen durch die vorderen Wurzeln des 3.—5. Lumbarnerven (Kaninchen, Katze) in den Sympathicus, zum Gangl. mesenter. inf. und durch den N. hypogastricus zu Uterus und Vagina; dagegen verlaufen keine Fasern aus den Sacralnerven zu den inneren Geschlechtsorganen (*Langley* u. *Anderson*[142]). Reizung der centrifugalen Fasern bewirkt tonische Contraction der muskulösen Wände und Verengerung der Arterien. — 2. Im Lendenteile des Rückenmarks liegt ein Centrum für die Bewegungen des Uterus (vgl. § 277. 6). Reizung des Centrums hat starke Bewegungen zur Folge. Reflektorisch können Uterusbewegungen durch Reizung des Ischiadicus, des Pl. brachialis, der Brustwarzen ausgelöst werden. — 3. Der Uterus besitzt eigene periphere Centralapparate, welche seine Bewegungen, auch unabhängig vom Centralnervensystem in normaler Weise zu unterhalten imstande sind. *Goltz* u. *Ewald*[143] zeigten, daß bei einer Hündin, der der untere Teil des Rückenmarkes zerstört war, der Gebärakt in normaler Weise verlief (vgl. pag. 660). *Kurdinowski*[144] konnte den ausgeschnittenen Uterus des Kaninchens durch Durchströmung mit *Locke*scher Flüssigkeit wiederbeleben, sogar noch am 2.—3. Tage, und die automatischen Contractionen desselben beobachten. Der Uterus reagiert auf thermische und mechanische Reize, dagegen ist er wenig durch elektrische Reize erregbar (vgl. *Franz*[145]). Asphyxie und Anämie bewirken (im Gegensatz zu früheren Angaben) keine Erregung des Uterus. Der isolierte, am Ende der Schwangerschaft befindliche Uterus ist des Geburtsaktes fähig. Nach *Kurdinowski*[144] ist die periphere Innervation des Uterus von größerer Bedeutung als die centrale.

Nach der Geburt ist der ganze Uterus seiner Schleimhaut beraubt (Deeidua, § 359); seine Innenfläehe gleieht somit einer Wundfläche, auf welcher sich unter anfangs fleiseliwasserähnlicher, dann zellenreicher bis schleimiger Absonderung (Lochien) eine neue Schleimhaut wieder ausbildet. Die dieke Muskelschicht des Uterus erleidet unter teilweiser Verfettung der Fasern eine allmähliche Reduktion. Innerhalb des Lumens der großen Gefäße des Uterus beginnt von der Intima aus eine obliterierende Bindegewebswueherung, welche innerhalb mehrerer Monate die Gefäße verengt oder völlig verschließt. Die glatten Muskelfasern der Media entarten fettig. Die relativ mächtigen Bluträume an der Placentarstelle werden durch Gerinnungsmassen verstopft, letztere werden von den Wänden aus von Bindegewebe durchwachsen. *Lochien.* *Involution des Uterus.*

Nach der Geburt beginnt unter lebhafter Blutzufuhr zu den Milchdrüsen die Milchsekretion (§ 141). — Über die Auslösung der ersten Atembewegungen des Neugeborenen ist § 281 gehandelt.

367. Vergleichendes. — Historisches.

Entwicklung des Tierreiches. Die Frage nach der Entstehung der verschiedenen, gegenwärtig lebenden Tierarten wurde von *Linné, Cuvier, Agassiz* u. a. dahin beantwortet, daß alle Arten von Anbeginn als solche geschaffen seien, „jede Art ist ein verkörperter Schöpfungsgedanke"; alle Arten erhalten sich als solche ohne Abänderung; es herrscht die „Konstanz der Arten". Dieser Ansicht gegenüber entwickelte schon *Jean Lamarck* 1809 die Lehre von der „Einheit des Tierreiches", den alten *Empedokles*schen Gedanken, daß ursprünglich nur wenige Stammformen niederer Bildung existiert haben, aus denen die neuen, zahlreichen Arten durch allmähliche Umbildung entstanden sind; eine Ansehauung, die auch *Geoffroy St. Hilaire* und *Goethe* (1790) vertraten. Nach langer Pause wurde dieser Gedanke einer Abstammung der verschiedenen Arten von gemeinsamen Urformen (Descendenztheorie) in besonders fruchtbringender Weise von *Charles Darwin*[146] (1859) zur Durchführung gebracht. Er stützte seine Auffassung vor allem durch eine auf reiche Beobachtung gegründete Darlegung, wie eine allmähliche Umbildung und Vervollkommnung der Arten sich erklären lasse. Zwei, allen lebenden Wesen zukommende Eigenschaften werden dabei als wesentliche Faktoren zugrunde gelegt: die Variabilität und die Erblichkeit. Unter Variabilität versteht man die Tatsache, daß die Nachkommen den Eltern niemals völlig gleichen, sondern daß sie sich in verschiedener Richtung von dem Aussehen der Eltern, wenn auch nur in sehr geringfügiger Weise, unterscheiden. Durch die Erblichkeit werden diese Abweichungen auf die nächsten Generationen übertragen, ein Teil der späteren Nachkommen kann sie sogar in verstärktem Maße aufweisen. Zu der Wirkung dieser beiden Faktoren muß nun noch ein dritter hinzukommen: die Auswahl (Selektion), die von den verschiedenen Nachkommen gerade diejenigen zur weiteren Zucht bestimmt, deren Abweichungen in einer gewissen Richtung liegen, also z. B. in der Richtung der Vervollkommnung für einen bestimmten Zweck. Bei der künstlichen Züchtung, von der *Darwin* bei der Begründung seiner Lehre ausging, wird diese Auswahl willkürlich durch den Züchter vorgenommen, indem er solche Tiere, welche sich dem bei der Züchtung angestrebten Ziele, wenn auch nur in geringfügiger Weise nähern, zur Zucht bestimmt und von ihren Nachkommen immer nur die weiter züchtet, die die Abweichung in derselben Richtung, aber in immer mehr ausgeprägter Weise zeigen. So gelingt es tatsächlich den Züchtern in relativ kurzer Zeit, eine bestimmte gewünschte Formverschiedenheit bei Pflanze oder Tier zu schaffen; die Veränderung der Tierformen ist dabei zuweilen sogar bedeutender als die Verschiedenheit zwischen zwei wohl charakterisierten Tierarten. Bei der natürlichen Züchtung wird nun eine Auswahl (natürliche Zuchtwahl) ganz im gleichen Sinne bewirkt durch den „Kampf ums Dasein". Die Lebewesen erzeugen im allgemeinen sehr viel mehr Nachkommen, als unter den vorhandenen Bedingungen leben können; ein großer Teil davon muß notwendigerweise zugrunde gehen. Aus diesem Kampfe ums Dasein werden immer nur diejenigen siegreich hervorgehen, die sich in irgend einer Weise (Kraft, Schnelligkeit, Größe, Farbe, Fruchtbarkeit usw.) zu ihren Gunsten vor ihren Konkurrenten auszeichnen; während diese untergehen, bleiben jene leben und vererben die sie auszeichnenden Eigenschaften wieder auf einen Teil ihrer Nachkommen. So findet durch die natürliche Zuchtwahl eine Umbildung der vorhandenen Arten, und zwar im Sinne einer ununterbrochenen Vervoll- *Konstanz der Arten.* *Einheit des Tierreiches.* *Darwinsche Theorie.*

kommnung statt; auf diese Weise sind die heute vorhandenen Arten aus sehr einfachen, noch sehr wenig ausgebildeten Urformen entstanden. — Während die Descendenztheorie heute als eine allgemein angenommene Anschauung gelten kann, gehen die Ansichten über die Art und Weise, wie die Entwicklung der Arten stattgefunden hat, im Besonderen über die Bedeutung der natürlichen Zuchtwahl hierfür (Selectionstheorie) noch auseinander.

Eine der wichtigsten Stützen für die Descendenztheorie liefert die Entwicklungsgeschichte in der Tatsache, daß jedes Tier bei seiner individuellen Entwicklung Organisationsstufen durchmacht, die noch jetzt bei niedriger organisierten Tieren dauernd vorhanden sind. Beispiele sind bei den Säugetieren die Anlage der Kiemenspalten, das Vorhandensein eines einfachen Herzens, die Chorda dorsalis usw., Einrichtungen, die wir bei niederen Wirbeltieren (Fischen) dauernd vorfinden. Diese Tatsache wird überhaupt nur dann begreiflich, wenn man sie als Ausdruck der Entwicklung der höher organisierten Tiere aus niederen Vorstufen auffaßt. *Haeckel*[147] hat diese allgemeine Erscheinung bei der Entwicklung als das „biogenetische Grundgesetz“ bezeichnet: „Die Entwicklungsgeschichte eines Tieres (die Ontogenie) ist die kurze Rekapitulation seiner Stammesgeschichte (Phylogenie).“

Biogenetisches Grundgesetz.

Historisches. — *Pythagoras* (550 v. Ch.) verwirft die Urzeugung: alle Wesen entstehen durch Samen. — Nach *Alkmaeon* (580 v. Chr.) liefern zur Erzeugung beide Geschlechter die Zeugungsstoffe: das Geschlecht des Nachkommen richtet sich nach dem Gatten, der den meisten Samen liefert. In der Entwicklung entsteht der Kopf zuerst. — *Anaxagoras* (500 v. Chr.) meint, daß die Knaben aus der rechten, die Mädchen aus der linken Geschlechtsdrüse entstünden. — *Empedokles* (473 v. Chr.) erkennt die Ernährung des Embryos durch den Nabel; er benennt zuerst das Chorion und Amnion. Die Gliederung des Embryos sei am 36. Tage vollzogen. Er lehrt, daß die ersten Tiere der Schöpfung die unvollkommensten gewesen seien. — *Hippokrates* nimmt als ersten Termin für die Bewegung den 70. Tag an, als Zeit der Vollendung den 210. Er lehrt mit *Demokrit*, daß die Geschlechtsstoffe von allen Körperteilen zusammenträten (*Darwins* Pangenesis), wodurch die Ähnlichkeit der Nachkommen sich erkläre. Er beobachtete bebrütete Eier von Tag zu Tag, sah bei ihnen die Allantois aus dem Nabel hervortreten und am 20. Tage die Küchlein auskriechen. Er lehrt, daß 7-Monatskinder lebensfähig seien, erklärt die Möglichkeit der Superfötation aus den Hörnern des Uterus, beschreibt das Lithopädion. — Nach *Plato* (430 v. Chr.) wird zuerst das Rückenmark gebildet, als dessen Appendix vorn das Gehirn erscheine. — Reich an Beobachtungen sind die Schriften des *Aristoteles* (geb. 384 v. Chr.), von denen manche bereits im Texte erwähnt sind. Er lehrt, daß der Embryo seine blutartige Nahrung mittelst der Gefäße des Nabelstranges und der Placenta aus dem blutreichen Uterus sauge, wie ein Baum die Feuchtigkeit durch seine Wurzeln. Er unterscheidet die polycotyledonische Placenta und die zusammenhängende; erstere schreibt er denjenigen Tieren zu, die nicht in beiden Kiefern vollkommene Zahnreihen haben. Im bebrüteten Vogelei kennt er die Gefäße des Dottersackes, welche dem Embryo Nahrung zuführen, und die Gefäße der Allantois; er gibt richtig an, daß das Küchlein mit dem Kopfe auf dem rechten Schenkel ruhe und daß der Dottersack schließlich in den Leib hineintrete. — Bei der Geburt der Säuger atme der alleingeborene Kopf noch nicht. Die Bildung von Doppelmonstra leitet er von einer Verwachsung zweier Keime oder zweier nahcliegender Embryonen ab. Bei der Zeugung liefere das Weib den Stoff, der Mann das die Gestalt und Bewegung gebende Prinzip. — *Diokles* (Zeitgenosse des *Theophrast*, geb. 371 v. Chr.) scheint das Eichen schon in der 2. Woche gesehen zu haben als ein häutiges Bläschen, welches mit blutigen Pünktchen (Zöttchen?) besetzt sei; er beschreibt auch die Cotyledonen der Gebärmutter. — *Erasistratus* (304 v. Chr.) lehrt die Entstehung des Embryos durch einen Neubildungsvorgang im Ei (Epigenese); als Grund der Sterilität führt er Narbenbildungen im Uterus an. Sein Zeitgenosse *Herophilus* fand, daß der schwangere Uterus geschlossen sei. Er sah die drüsige Natur der Prostata und nennt die Samenblasen und Nebenhoden. — *Aretaeus* (81 n. Chr.) kennt bereits die Decidua, *Galen* (130—200 n. Chr.) das Foramen ovale und den Lauf des Blutes im Foetus durch dasselbe und durch den Ductus arteriosus. Ihm sind die physiologischen Beziehungen zwischen den Gefäßen der Brüste und des Uterus bekannt und er beschreibt, wie der Uterus auf Druck sich kontrahiere. — Im Talmud findet sich die Angabe, daß ein Tier mit exstirpiertem Uterus leben könne, daß die Schambeine bei der Geburt auseinander weichen, und die Mitteilung eines erfolgreichen Kaiserschnittes mit lebendigem Kinde und Mutter, angeblich auf *Cleopatras* Befehl ausgeführt. — *Sylvius* (1555) beschreibt die Valvula foraminis ovalis, *Vesalius* (1540) die Bläschen des Ovariums, *Eustachius* († 1570) den Ductus arteriosus (Botalli) und die Äste der Umbilicalvene zur Leber. *Arantius* untersucht den nach ihm benannten Gang und gibt an, daß die Umbilicalarterien nicht mit den mütterlichen Gefäßen im Mutterkuchen anastomosieren. — Bei *Libavius* (1597) findet sich schon die Mitteilung, daß ein Kind bereits im Uterus geschrien habe.

— *Riolan* (1618) kennt das Corpus Highmori. — *Pavius* (1657) untersucht die Lage der Hoden in der Lendengegend des Foetus. — *Harvey* (1633) sprach den Grundsatz aus: Omne vivum ex ovo. — *Fabricius ab Aquapendente* (1600) stellt den Entwicklungsgang des Vogels zusammen. — *Regner de Graaf* (1668) beschreibt die nach ihm benannten Eierstocksfollikel, er fand das Ei beim Säugetier in der Tube. Er erzielte Erektion am Leichnam durch pralle Injektion der Corpora cavernosa. *Mayow* (1679) sah in der Placenta die Atemtätigkeit der Lunge. *Swammerdam* († 1685) ist der wissenschaftliche Entdecker der Metamorphose; er zergliederte vor dem Großherzog von Toskana den Schmetterling aus der Raupe. Er beschreibt die Furchung des Froscheies. — *Malpighi* († 1694) gibt eine gute Entwicklungsgeschichte des Hühnchens mit Abbildungen. — Die erste Hälfte des 18. Jahrhunderts verstrich unter dem Streite, ob das Ei oder der Same das Wichtigste für die Entwicklung sei (Ovisten und Animalculisten), ferner ob das Junge sich im Ei neubilde (Epigenese) oder ob es sich nur enthülle und wachse, also schon fertig im Ei stecke (Evolution). — Die Frage nach der Generatio aequivoca wurde namentlich seit *Needham* (1745) eingehend experimentell behandelt und ist bis in die Neuzeit Objekt zahlreicher Versuche geblieben, bis sie ganz wesentlich durch *Pasteur* sowie dureh *Rob. Koeh* und seine Schule endgültig abgewiesen wurde.

Eine neue Epoche beginnt mit *Caspar Fried. Wolff* (1759), welcher zuerst die Bildung des Embryos aus Blättern (Keimblättern) lehrte, außerdem zuerst die Zusammensetzung der Gewebe aus kleinsten „Globuli“ (Zellen) behauptete [ein Gedanke, der erst von *Sehleiden* (1838) für die Pflanzen und von *Schwann* (1839) für die Tiere zur vollkommenen Durcharbeitung gebracht worden ist]. *Wolff* lieferte als ein Muster für die Bearbeitung der speeiellen Entwicklungslehre eine Monographie über die Bildung des Darmes. — *Will. Hunter* beschreibt (1775) die Eihüllen und den schwangeren Uterus, *Sömmering* (1799) die Bildung der äußeren Körperform des Menschen, *Oken* und *Kieser* die des Darmes. — Das Os intermaxillare beim Menschen wurde von *Goethe* (1786) in seiner richtigen Bedeutung gewürdigt; er führte auch die Bildung des Wolfsrachens ihrer korrekten morphologischen Auffassung entgegen. — *Tiedemann* (1816) beschrieb die Bildung des Gehirns, *Meekel* die der Monstra. — Grundlegend für die Erforschung der Bildung der einzelnen Organe aus den drei Keimblättern sind die Arbeiten *Panders* (1817), *Karl Ernst v. Baers* (1828 bis 1834), *Rathkes*, *Th. Bischoffs*, *Robert Remaks* und vieler noch lebender Forscher. *Theodor Schwann* verfolgte zuerst (1839) die Entwicklung aller Gewebe aus den ersten Keimzellen bis zur fertigen Ausbildung.

Literatur (§ 345—367).

1. Zusammenfassende Darstellung: *O. Hertwig:* Handbuch d. vergleichenden u. experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena 1906. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen u. d. Wirbeltiere. Jena 1902. Die Elemente der Entwicklungslehre des Mensehen und der Wirbeltiere. Jena 1904. *Bonnet:* Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. 2. Aufl. Berlin 1912. — 2. *Diekel:* Das Prinzip der Geschlechtsbildung. Darmstadt 1898. P. A. **95** 1903, 66. vgl. *Pflüger:* P. A. **99**, 1903, 243. — 3. *Petrunkewitseh:* Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. **14**, 1901. **17**, 1902. — 4. *Posner:* B. k. W. 1888, Nr. 21. C. m. W. 1890, Nr. 27. — 5. *Bötteher:* V. A. **32**, 1865. — 6. *Sehreiner:* Annal. d. Chem. u. Pharmak. **194**, 1878. — 7. *Poehl:* Die physiologischen Grundlagen der Spermintheorie. St. Petersburg 1898. — 8. *Cohn:* D. A. k. M. **54**, 1895, 515. — 9. *Lewy:* B. k. W. 1900, 730. — 10. *Florence:* Revue de méd. leg. 1897. Arch. d'Anthrop. crimin. **10**. **11**. — 11. *Boearius:* Z. ph. Ch. **34**, 1902, 339. — 12. *Gumpreeht:* Centralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. **9**, 1898, 577. — 13. *Fürbringer:* Die Störungen d. Geschlechtsfunktion beim Manne. Nothnagels Pathol. u. Therapie. **19**. — 14. *Landwehr:* P. A. **23**, 1880, 538. — 15. *Lott:* Anat. u. Physiol. d. Cervix uteri. Erlangen 1871. — 16. *Burian:* E. P. **3**, 1, 1904, 48. **5**, 1906, 768. — 17. *Retzius:* Biolog. Unters. 1881. — 18. *Eimer:* W. V. N. F. **6**, 1874, 1. — 19. *Ballowitz:* A. m. A. **32**, 1888, 401. Zeitschr. f. wiss. Zool. **52**, 1890, 317. P. A. **46**, 1890, 433. — 20. *Ballowitz:* An. An. **20**, 1902, 22. — 21. *Lode:* P. A. **50**, 1891, 278. — 22. *Piersol:* An. An. **8**, 1893, 299. — 23. *Hirokawa:* B. Z. **19**, 1909, 291. — 24. *Engelmann:* Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw. **4**, 1868, 321. — 25. *Günther:* P. A. **118**, 1908, 551. — 26. *Mantegazza:* Gazz. med. ital. Lombard (5) **5**, 1886, Nr. 34. — 27. *Steinaeh:* P. A. **56**, 1894, 304. — 28. *Caspar:* Monatsber. über d. Harn- u. Sexualapp. **2**, 1897, 278. — 29. *Mislawsky* u. *Bormann*: C. P. **12**, 1898, 181. — 30. *C. E. v. Baer:* De ovi mammalium et hominis genesi epistola. Lipsiae 1827. — 31. *Nagel:* A. m. A. **31**, 1888. — 32. *van Beneden:* Mém. cour. de l'acad. roy. d. seienc. d. Belgique. **34**, 1870. — 33. *Waldeyer:* Eierstock u. Ei. Leipzig 1870. — 34. *Pflüger:* Über d. Eierstöcke d. Säugetiere. Leipzig 1863. — 35. *Lindgreen:* A. A. 1877, 344. — 36. *H. Virchow:* A. m. A. **24**. — 37. *Lindwall:* M. J. **11**, 1881, 38. — 38. *Tangl*: P. A. **121**, 1908, 423. — 39. *Worch:* Die Kastration u. ihre Wirkungen auf den Organismus. Jahrb. f. Tierzucht. **4**, 1909. — 40. *Loewy:* E. P. **2**,

1, 1903, 130. vgl. auch *Biedl:* Innere Sekretion. Berlin u. Wien 1910. 2. Aufl. 1913. — 41. *Halban:* W. k. W. 1899. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. 1900, 1901. S. W. A. **110**, 1902, 3. Kl. Arch. f. Gynäkol. **75**, 1905, 353. — 42. *Knauer:* Arch. f. Gynäk. **60**. W. k. W. 1899. — 43. *Grigorieff:* Centralbl. f. Gynäk. 1897. — 44. *Ribbert:* Arch. f. Entwicklungsmechanik **7**. — 45. *Jentzer* u. *Beuthner:* Zeitschr. f. Geburtsh. **17**. — 46. *Foges:* C. P. **12**, 1898, 898. P. A. **93**, 1903, 39. — 47. *Nussbaum:* Sitz.-Ber. d. Niederrhein. Ges. 1904, 23. Okt. 1906, 21. Mai. An. An. **29**, 1906, 431. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. **15**, 1906, 39. P. A. **126**, 1909. Vgl. *Pflüger:* P. A. **116**, 1907, 375. — 48. *Steinach:* C. P. **24**, 1910, 551. **25**, 1911, 723. P. A. **144**, 1912, 71. — 49. *Sellheim:* Hegars Beitr. z. Geburtshilfe u. Gynäk. **2**, 1899, Heft 2. — 50. *Lannois* u. *Roy:* Rev. intern. de méd. et de chirurg. 1902. C. r. soc. biol. **55**. — 51. *Loewy* u. *Richter:* A. P. Suppl., 1899, 174. B. k. W. 1899. C. P. **16**, 1902, 449. — 52. *Lüthje:* A. P. P. **48**, 1902, 184. — 53. *Bouin* u. *Ancel:* C. r. **138**, 1904. C. r. soc. biol. 1903, 14. Nov., 19. Dez. 1904, 13. Febr. 1904, 97, 335. 1905, 553. 1908, 314. 1909, 464, 497. J. d. P. P. **6**, 1904. — 54. *Tandler:* W. k. W. 1910. Anz. d. Wien. Akad. 1910. *Tandler* u. *Grosz:* W. k. W. 1907. Arch. f. Entw. Mechan. **27**, 1909. **30**, 1910. — 55. *L. Loeb:* C. P. **22**, 1908, 498. **23**, 1909, 73. **24**, 1910, 203. **25**, 1911, 336. Arch. f. Entwickl.-Mech. **27**, 1909. Vgl. *Ihm:* Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. **21**, 1905. — 56. *Lode:* Arch. f. Gynäkol. **45**, 292. — 57. *Sobotta:* Anat. Hefte **32**, 1906, 91. — 58. *Clark:* A. A. 1898, 95. — 59. *Hoppe-Seyler:* Z. ph. Ch. **42**, 1904, 545. **47**, 1906, 154. — 60. *Leopold* u. *Mironoff:* Archiv f. Gynäk. **45**, 1895. — 61. *Eckhard:* Beitr. z. Anat. u. Physiol. **3**, 1863, 123. **4**, 1869, 69. **7**, 1876, 67, 115, 196. — 62. *Lovén:* L. B. **18**, 85. — 63. *Nagel:* A. P. 1905, Suppl. — 64. *Dewitz:* A. P. 1903, 100. C. P. **16**, 1902, 65. **17**, 1903, 89. — 65. *Rückert:* An. An. **7**, 1892, Nr. 11. — 66. *Adolfi:* An. An. **26**, 1905, 549. **28**, 1906, 138. — 67. *Sobotta:* A. m. A. **45**, 1895. — 68. *Pflüger* u. *Smith:* P. A. **32**, 1883, 519. — 69. *Pflüger:* P. A. **32**, 1883, 542. — 70. *O.* u. *R. Hertwig:* Experimtelle Unters. über d. Bedingung d. Bastardbefruchtung. Jena 1885. — 71. *v. Dungern:* C. P. **15**, 1901, 1. Z. a. P. **1**, 1901, 34. — 72. *J. Loeb:* A. J. P. **3**, 135, 434. **4**, 178, 424. Untersuchungen über künstliche Parthenogenese u. das Wesen des Befruchtungsvorganges. Deutsche Ausgabe von E. Schwalbe. Leipzig 1906. Die chemische Entwicklungserregung d. tierischen Eies (künstliche Parthenogenese). Berlin 1909. Die künstliche Parthenogenese in Oppenheimers Handbuch d. Biochemie. Jena 1908. **II, 1**, 79. — 73. *O. Hertwig:* Verh. d. preuß. Akad. d. Wiss. **13**, 1905, 370. — 74. *J. Loeb:* P. A. **62**, 1896, 249. A. J. P. **6**, 1902, 305. B. Z. **1**, 1906, 183. — 75. *Godlewsky:* Arch. f. Entwicklungsmech. **11**, 1901, 585. — 76. *Nägeli:* Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig 1884. — 77. *O. Hertwig:* Ergebnisse u. Probleme d. Zeugungs- und Vererbungslehre. Jena 1905. — 78. *Mendel:* Versuche über Pflanzenhybriden. 1865 u. 1869. Ostwalds Klassiker der exakten Wissensch. Nr. 121, 1901. — 79. *Correns:* Ber. d. Deutsch. botan. Ges. **18**, 1900. **19**, 1902. Über Vererbungsgesetze. Berlin 1905. Verh. d. Ges. d. Naturf. u. Ärzte. 84. Vers. z. Münster, Leipzig 1913. **1**, 155. Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Berlin 1913. — 80. *Goldschmidt:* Einführung in die Vererbungswissenschaft. Berlin 1911. Verh. d. Ges. d. Naturf. u. Ärzte, 84. Vers. z. Münster, Leipzig 1913, **1**, 180. Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Berlin 1913. — 81. *Roux:* Über die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryos. Leipzig 1883. A. m. A. **29**, 1887. V. A. **114**, 1888. Die Entwicklungsmechanik d. Organismen. 1890. Verhandl. d. anat. Ges. Wien 1892. — 82. *Chabry:* Journ. de l'anat. et de physiol. 1887. — 83. *Driesch:* Zeitschr. f. wiss. Zool. **53**, **55**. An. An. 1893. Arch. f. Entwicklungsmechan. **1**, 1895. — 84. *O. Hertwig:* A. m. A. **42**, 1893. — 85. *Zoja:* Arch. f. Entwicklungsmechan. **1**, 1895. **2**, 1896. — 86. *O. Schultze:* Arch. f. Entwicklungsmech. **1**, 1895. — 87. *Kupffer:* A. m. A. **35**, 1890. — 88. *van Beneden:* Arch. de biolog. **1**, 1880. An. An. 1888, 709. — 89. *Bonnet:* An. An. **13**, 1897, 161. — 90. *Koller:* S. W. A. 1879, 3. Abt. A. m. A. **20**, 1881. — 91. *O.* u. *R. Hertwig:* Studien zur Blättertheorie 1879—1883. Die Coelomtheorie. Jena 1881. — 92. *His:* Beitr. z. Anatomie d. menschl. Herzens. Leipzig 1886. — 93. *Wolff* in Oppenheimers Handbuch d. Biochemie. Jena 1910, **3**, 709. — 94. *Prochownik:* Arch. f. Gyn. **11**, 1877. — 95. *Gürber* u. *Grünbaum:* M. m. W. 1904, 377. C. P. 1905, 315. — 96. *Zangemeister* u. *Meissl:* M. m. W. 1903, Nr. 16. — 97. *Grünbaum:* In.-Diss. Würzburg 1904. D. m. W. 1905, 1676. — 98. *Döderlein:* Arch. f. Gyn. **37**. — 99. *Kreidl* u. *Mandl:* Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. **20**, 1905, 919. — 100. *Polano:* Habilitationsschrift. Würzburg 1904. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. **53**, 1904. Centralbl. f. Gynäk. 1905, Nr. 40. — 101. *Mandl:* Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. **54**, 1905, Heft 3. **58**, 1906, Heft 2. — 102. *Peters:* Über die Einbettung d. menschl. Eies und das früheste bisher bekannte menschliche Placentationsstadium. Wien u. Leipzig 1899. — 103. *Graf Spee:* A. A. 1889. 1896. Verh. d. anat. Gesellsch. Berlin 1896. Kiel 1898. — 104. *Hofmeier:* Die menschl. Placenta. Wiesbaden 1890. — 105. *Hofbauer:* Z. ph. Ch. **39**, 1903, 458. **40**, 1904, 240. Grundzüge einer Biologie d. menschl. Placenta. Wien u. Leipzig 1905. Volkmanns Samml. klin. Vorträge. Nr. 454. 1907. — 106. *Kehrer:* Der placentare Stoffaustausch in seiner physiol. u. pathol. Bedeutung. Würz-

burger Abhandl. **7**, Heft 2 u. 3, 1907. — 107. *L. Zuntz:* E. P. **7**, 1908, 403. — 108. *Bohr* u. *Hasselbalch:* S. A. **10**, 1900, 149. **14**, 1903, 398. *Hasselbalch:* S. A. **10**, 1900, 353 u. 413. **13**, 1902, 170. — 109. *Wolter:* Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin u. vergleich. Pathol. 7, 1881, 193. — 110. *Kreidl* u. *Mandl:* C. P. **17**, 1903, 281. — 111. *Bohr:* S. A. **10**, 1900, 413. — 112. *Driessen:* Arch. f. Gynäk. **82**, 1907, 278. — 113. *Moscati:* Z. ph. Ch. **53**, 1907, 386. — 114. *Savarè:* H. B. **11**, 1907, 73. — 115. *Kikkoji:* Z. ph. Ch. **53**, 1907, 411. — 116. *Kikkoji* u. *Iguchi:* Z. ph. Ch. **52**, 1907, 401. — 117. *Bergell* u. *Liepmann:* M. m. W. 1905, 2211. — 118. *Savarè:* H. B. **9**, 1907, 141. — 119. *Löb* u. *Higuchi:* B. Z. **22**, 1910, 316, 337, 341. — 120. *Bonnet:* D. m. W. 1899, Nr. 45. 1902, Nr. 30. — 121. *Grosser:* Die Wege der fetalen Ernährung innerhalb der Säugetierreihe. Samml. anat. u. physiol. Vorträge. 3. Heft. Freiburg 1909. — 122. *B. Schultze:* Das Nabelbläschen, ein konstantes Gebilde in der Nachgeburt d. ausgetragenen Kindes. Leipzig 1861. — 123. *Köster:* Diss. Würzburg 1868. — 124. *Götte:* A. m. A. **14**, 1877. — 125. *Gegenbaur:* Jenaische Zeitschr. 1. — 126. *His:* A. A. 1881. — 127. *Born:* A. m. A. **33**, 1889. — 128. *Zimmermann:* An. An. **4**, 1889. Verh. d. 10. internat. med. Kongr. Berlin 1890, **2**. — 129. *Stieda:* Zeitschr. f. wiss. Zoologie. **30**, Suppl. — 130. *Hamburger:* An. An. 1892. — 131. *Kupffer:* A. m. A. **1**, 1865. **2**, 1866. — 132. *Toldt:* S. W. A. 1874. — 133. *Keibel:* An. An. 1893, 545. — 134. Zusammenfassende Darstellung: *F. v. Neugebauer:* Hermaphroditismus beim Menschen. Leipzig 1908. — 135. *Mihalkowitsch:* A. m. A. **11**, 1875. — 136. *His:* A. A. 1879. 1883. 1887. 1892. L. A. **13**, 1886. **15**, 1889. — 137. *Fr. Hermann:* A. m. A. **24**, 1884. — 138. *Hennig:* Arch. f. Gynäk. **14**, 1879, 361. — 139. *Schatz:* Arch. f. Gynäk. **3**, 1872, 58. **27**, 1886, 291. — 140. *Schaeffer:* Winckels Handbuch. **1**, 2, 1904, 879. — 141. *Polaillon:* A. d. P. (2) **7**, 1880, 1. — 142. *Langley* u. *Anderson:* J. o. P. **19**, 1895, 122. — 143. *Goltz* u. *Ewald:* P. A. **63**, 1896, 386. — 144. *Kurdinowski:* C. P. **18**, 1904, 3. A. P. 1905, Suppl., 323. Centralbl. f. Gynäk. 1905, Nr. 22. Arch. f. Gynäk. **76**, 1905, 282, 311. **78**, 1906, Heft 1. — 145. *Franz:* Zeitschr. f. Geburtsh. **53**, 1905, 361. — 146. *Ch. Darwin:* On the origin of species by means of natural selection. London 1859. — 147. *Haeckel:* Generelle Morphologie der Organismen. Berlin 1866. Natürliche Schöpfungsgeschichte. Berlin 1868.

Sachregister.

(Die beigesetzten Ziffern bedeuten die Seitenzahlen.)

Abasie 528.
Abbau des Glykogens 269.
— der Harnsäure 377.
Abdominaldruck 171.
Aberration, chromatische 762.
— monochromatische 762.
— sphärische 762.
Abführmittel 239.
Abgesperrter Raum, Atmung im 202.
Abiogenesis 873.
Abiurete Produkte 258.
Abklingen der Nachbilder 790.
Ablenkung, freiwillige 577.
Abomasus 293.
Abschnürung des Embryos 905.
Absolute Feuchtigkeit 189.
— Muskelkraft 504, 529.
— Schwelle 787.
Absonderung 364.
— des Harns 404.
Absorptionskoeffizient 80.
Absorptionsspektra 57.
Absteigende Hinterwurzelfasern 663.
— Trigeminuswurzel 610.
Absterben der Muskeln 482.
Abwehrbewegungen 652.
Accessorische Nebennieren 431.
Acetessigsäure 24, 388.
Aceton 24, 388.
Acetonkörper 388.
Achillessehnenreflex 651.
Achoria 914.
Achroglobine 44.
Achroodextrin 23, 221.
Achseneylinderfortsatz 550.
Achsenfibrillen 552.
Achsenstrom 160.
Achse, optische 774.
Achylia gastrica 292.
Acidalbumin 13, 249.
Aciditätsgrad 245.
Acidosis 373.
A. coronaria cordis 94.
Acusticuskern 624.
Acusticuswurzel 624.
Adäquate Reize 738.
Adamkiewiczsche Reaktion 11.
Adam-Stokessche Krankheit 120.
Adaptation des Auges 785.
— für Temperaturreize 863.
Adaptationsbreite 787.
Addisonsche Krankheit 434.
Adenase 17, 377.
Adenin 14, 25.
Adergeflecht 733.
Adipocire 356.
Adrenalin 150, 431.
Adrenalinglykosurie 270, 433.
Adrenalsystem 431.
Adsorption der Fermente 16.
— des Pepsins 251.
Aegophonie 185.
Aequale Furchung 897.
Aequatorialebene des Auges 795.
Aëroben 286.
Aesthesodische Substanz 667.
Äther 2.
Ätherschwefelsäure 390.
Äthylalkohol 339.
Äthylenmilchsäure 24.
Äthylharnstoff 373.
Äthylidenmilchsäure 24.
Äußere Atmung 168.
— Überwanderung 886.
Afterschluß 235.
Aftertemperatur 443.
Ageusie 853.
Agglutinine 42, 73.
Aggregatzustand 2.
— der Muskelsubstanz 469.
Agraphie 721.
Akapnie 208.
Akkommodation 754.
— der Tiere 758.
Akkommodationsbreite 759.
Akkommodationsfleck 769.
Akkommodationsgebiet 759.
Akkommodationskraft 761.
Akkommodationslinie 757.
Akkommodation, Mitbewegungen 765.
Akkommodationsmuskel 741, 756.
Akkommodationsphosphen 769.
Akkommodationszeit 757.
Akkord 829.
Akromegalie 434.
Aktionsstrom 586.
— des Auges 589.
Aktive Insufficienz 520.
Aktives Bein 525.
Aktivierung der Fermente 16.
Aktuelle Ionen 29.
Akustische Nachbilder 840.
Akustisches Sprachcentrum 719.
Akzessorische Geschlechtsdrüsen 878.
Akzidentelle Herzgeräusche 112.
Alanin 9.
Albumine 12.
Albuminfraktion 71.
Albuminimeter, Esbachs 393.
Albuminoide 15.
Albuminurie 392.
Albumosen 13, 250.
— primäre 250.
Aldosen 20.
Alecithale Eier 880, 883.
Alexie 717, 721.
Alimentäre Glykosurie 272.
Alkalescenz des Blutes 30.
Alkali-Albuminate 13.
Alkaloidhaltige Getränke 338.
Alkaloidreagentien 12.
Alkaptonurie 385.
Alkoholische Getränke 339.
Alkohol, Resorption 300, 310.
— Wirkung auf die Magenverdauung 249.
Allantoin 25, 381.
Allantois 909.
Alles- oder Nichts-Gesetz 113.
Alloxurbasen 25, 379.

Alloxurkörper 25. 374.
Alloxyproteinsäure 385.
Alterationstheorie 584.
Alter, Einfluß auf den Gaswechsel 195.
Alternative, Voltasche 596.
Alternierende Hemiplegie 724.
Alveolen 168.
Alveolenepithel 205.
Alveolengänge 168.
Alveolenluft, Zusammensetzung 198.
Amakrine Zellen der Retina 743.
Amblyopie 609.
Amboceptor 41.
Amboß 821.
Ambulacralgehirn 734.
Amidsubstanzen 345.
Amimie 721.
Aminoäthylsulfosäure 25. 274.
α-Aminobernsteinsäure 9.
Aminoessigsäure 9, 25, 274.
α-Aminoglutarsäure 10.
α-Aminoisobutylessigsäure 9.
Aminoisocapronsäure 9.
α-Aminoisovaleriansäure 9.
α-Amino-β-oxypropionsäure 10.
α-Aminopropionsäure 9.
Aminopurine 25.
Aminosäuren 10, 258, 307, 345.
Aminosäuren im Harn 384.
α-Amino-β-Thiopropionsäure 10, 385.
Amme 875.
Ammoniakalische Harngärung 369.
Ammoniak im Harn 391.
Amnesie, hypnotische 697.
Amnion 908.
Amnionwasser 908.
Amnioten 914.
Amöboide Bewegung 512.
Ampère 575.
Ampèresche Regel 576.
Amphiarthrosis 517.
Amphigonie 874.
Amphopepton 250, 257.
Amphorisches Atmen 184.
Ampullen 827.
Amusie 721.
Amylalkohol 340.
Amylnitrit 150.
Amylodextrin 23, 221.
Amyloid 15.
Amyloidcylinder 398.
Amylum 23, 220.
Anacidität 292.
Anämie 50.
—, perniciöse 50.
Anämische Krämpfe 690.
Anaërobe Muskeltätigkeit 481.
Anaëroben 203, 286.
Anaesthesia dolorosa 866.
Anakrote Erhebungen 138.
Analdrüsen 422.
Analgie 867.
Analyse der Vokale 833.
Anamnia 914.
Anaphylaxie 306.
Anarthrien 720.
Anblasen 540.
Anelektrotonus 592.
Anfangszuckung 499.
Anfüllungszeit der Kammer 110.
Angina pectoris 95.
— — vasomotoria 688.
Angioneurosen 688.
Anidrosis 426.
Animalculisten 933.
Animaler Pol 883.
Anisotrope Substanz 465.
Anlagesubstanz 896.
Anlauten der Vokale 544.
Anodenöffnungszuckung 599.
Anodenschließungszuckung 599.
Anomale trichromatische Systeme 783.
Anorganische Stoffe, Resorption 304.
Anosmie 607.
Anoxybiose 203.
Ansammlung des Harnes 412.
Ansatzrohr 533, 541.
Anspannungszeit 99, 109.
Antagonisten 521.
Anterolaterales Bündel 667.
Antifermente 17, 253.
Antihämolysine 40, 42.
Antikinase 71.
Antikörper 40.
Antipepton 257.
Antiperistaltik 234.
Antithrombin 71.
Antitoxine 73.
Antitrypsin 259.
Aortenbögen 920.
Aorteninsuffizienz 101.
Aorten, primitive 906.
Aperistaltik 238.
Aphasie 719.
Aphonie 546.
Apnoe 674.
Apnoetische Pause 674.
Appetit 248, 255.
Araban 24.
Arabinose 24, 397.
Arachnoidea 732.
Arbeit 4.
— des Herzens 100.
— des Muskels 502.
Arbeitsleistung des Menschen 505.
Arbeitssammler 503.
Architektur der Knochen 515.
Area embryonalis 899.
— germinativa 899.
— opaca 900.
— pellucida 900, 901.
— striata 707, 716.
— vasculosa 900, 901.
— vitellina 901.
Arginase 17, 373.
Arginin 10, 24, 373.
Argon im Blute 86.
Aromatische Oxysäuren 288, 384.
Arteigenheit der Eiweißkörper 308.
Arten, Konstanz 931.
Arteria pulmonalis, Blutdruck 153.
Arterien 129.
— Blutdruck 148.
— Leersein nach dem Tode 684.
Arterin 54.
Arteriosklerose 95. 433.
Arthritis 379.
Arthrodie 517.
Articulationsstellen 544.
Asparagin 337, 345.
Asparaginsäure 9.
Asphyktische Atempause 676.
Asphyxie 675.
Assimilation 325.
Assimilationsgrenze 272.
Association der Augenbewegungen 798.
Associationscentra 721.
Associationsfasern 721, 722.
Associationszellen 648.
Astasie 528, 731.
Astatisches Nadelpaar 577.
Asteatosis cutis 427.
Asthenie 731.
Asthma 170.
— cardiale 95.
Astigmatismus 763.
Ataxie 731.
— centripetale 635.
Atelektatische Lunge 172.
Atembewegungen, Auslösung der ersten 678.
— Mechanismus 170.
Atemcentra, cerebrale 674.
— spinale 673.
Atemcentrum 673.
Atemmechanik, Einfluß auf den Gaswechsel 196.
Atemnerven 664, 673.
Atempause, asphyktische 676.
Atemreize 675.
Atemzüge, Zahl 173.
Atheromatose der Gefäße 433.
Atmen, amphorisches 184.
— bronchiales 183, 184.
— metamorphosierendes 184

Atmen, periodisches 678.
— saccadiertes 184.
Atmosphärische Luft 189.
Atmung 168.
— äußere 168.
— beengte 870.
— Chemie 186.
— freie 870.
— im abgesperrten Raume 202.
— innere 168, 200.
— künstliche 679.
— Selbststeuerung 677.
Atmungsgase, Mengenverhältnis 172.
Atmungsgeräusche 183.
Atmungsgeräusch, unbestimmtes 183.
— vesiculäres 183.
Atmungskurve 174.
Atmungstypen 176.
Atome 3.
Atonie 731.
Atresia ani 908.
— vaginae 924.
Aterioventrikular-Bündel, Hissches 92, 120.
Atrioventrikularganglion 121.
Atrioventrikularklappen 97.
Atrioventrikularknoten, Tawarascher 92.
Atropin 117, 217, 219, 766.
Auditio colorata 840.
Auerbachscher Plexus 237.
Aufbau des Eiweiß aus Aminosäuren 308.
Aufrechtsehen 753.
Aufschnauben 186.
Auge, Adaptation 785.
— Äquatorialebene 795.
— Aktionsstrom 589.
— Flüssigkeitswechsel 746.
— horizontale Trennungsebene 795.
— Lymphbahnen 745.
Augenbewegungen 793.
— Assoziation 798.
— kompensatorische 842.
Augenblase 928.
— primäre 904.
Augenleuchten 769.
Augenmedien, Brechungsindices 751.
Augenmuskeln 797.
Augen, Primärstellung 795.
— Raddrehungswinkel 796.
— Sekundärstellung 796.
Augenspiegel 769.
Augen, Tertiärstellung 796.
Auge, Ruhestrom 589.
— Schutzorgane 808.
— Stimmung 785.
— vertikale Trennungsebene 795.
Augmentatoren 121.
Ausatmungsluft 189.
Ausbreitung der Reflexe 654.
Auscultation der Herztöne 110.
Ausdehnungsgröße des Thorax 181.
Ausdrucksbewegungen, Centrum 727.
Ausflußgeschwindigkeit 126.
Ausflußrohr 365.
Ausflußthermometer 437.
Ausgebreitete Reflexe 651.
Ausholen 521.
Auslösung der ersten Atembewegungen 678.
Ausnutzung der Nahrungsmittel 340.
Aussalzen 12.
Ausscheidung 325, 364.
Austreibungszeit 99, 109.
Auswahl 931.
Auswanderung der Blutkörperchen 160.
Auswurf 204.
Autogene Regeneration 567.
Autohypnose 696.
Autointoxikation 293, 704.
Autolysine 42.
Automatie 670.
— des Herzens 115, 117.
— rhythmische 670.
Automatisches Bewegungscentrum des Darms 237.
Automatische Centra der Medulla oblongata 673.
Autonomes Nervensystem 638.
Autophonie 825.
Autoplastische Transplantation 359.
Auxotonische Zuckung 500.
Avenalin 13.
Axillarherzen 320.
Axon 550.
Axoplasma 553.

Bacillus caucasicus 333.
— putrificus 287.
Backpulver 337.
Bacterium coli commune 286.
Bacterium lactis aerogenes 286.
Bahnen der willkürlichen Bewegungen 723.
— des bewußten Gefühls 724.
Bahnzellen 648.
Bakteriohämolysine 42.
Bakteriolysine 41, 73.
Ballonfahrten 207.
Bantingkur 357.
Barästhesiometer 859.
Barfoeds Reagens 22.
Basedowsche Krankheit 356, 431.
Basophile Leukocyten 46.
Baßtaubheit 831.
Bastardbildung 893.
Bathmotrope Wirkung 121.
Battements 838.
Bauchdeckenreflex 651.
Bauchmark 734.
Bauchnabel 906.
Bauchpresse 237.
Bauhinsche Klappe 234.
Bau der Lungen 168.
Beckmannsches Thermometer 36.
Becquerelstrahlen 778.
Beengte Atmung 870.
Befruchtung des Eies 892.
— Ort 893.
Begriffsbildung 720.
Begriffscentrum 720.
Bein, aktives 525.
— passives 525.
— Pendelbewegung 526.
Beizwischennieren 431.
Belastung 492.
Belegknochen 916.
Belegzellen 241.
Bellsches Gesetz 634.
— Symptom 622.
Bence-Jonesscher Eiweißkörper 393.
Benzoesäure 381.
Benzoylamidoessigsäure 381.
Bequeme Haltung 523.
Bereitung des Harns 404.
Bergbesteigungen 207.
Bergkrankheit 208.
Bernsteinsäure 24, 388.
Beschleunigende Herznerven, Centrum 681.
Beschleunigung 4.
— des Stoffwechsels 356.
Bestimmung des Blutdrucks 145.
— der Harnsäure 379.
— des Geschlechtes 926.
Bettruhe 193.
Bewegung, amöboide 512.
— des Darms 233.
— der Kardia 230.
— der Leukocyten 47.
— der Magenwand 230.
— der Zapfen 786.
— des Herzens 96.
— des Magens 229.
— des Pylorus 231.
— Regulierung nach optischen Merkmalen 727.
Bewegungsapparat, Physiologie 465.
Bewegungslehre 522.
Bewegungsraum der Blicklinie 795.
Bewegungsvorstellungen der gesprochenen Worte 719.
Bewußtes Gefühl, Bahnen 724.
Bibergeil 428.

Bidderscher Haufen 121.
Bier 340.
Bild, nachlaufendes 790.
Bildung der Harn- und Geschlechtsorgane 923.
— der Lymphe 318.
— der Sinnesorgane 928.
— des Centralnervensystems 927.
— des Gefäßsystems 918.
— des Knochensystems 915.
— des Magendarmkanals 922.
Bildungsdotter 883.
Bildung von Fett aus Eiweiß 355.
Bilicyanin 276.
Bilirubin 62, 275.
Biliverdin 275, 276.
Binnenkolben 853.
Binoculäres Sehen 799.
Biogenetisches Grundgesetz 932.
Biologie 1.
Biotsches Atmen 678.
Bipolare Zellen der Retina 743.
Bissen 222.
Biuret 370.
Biuret-Reaktion 11.
Blättermagen 293.
Blase, Innervation 413.
Blasengalle 273.
Blasenlähmung 415.
Blasenmuskulatur 413.
Blase, Resorption 415.
Blasse Muskeln 468.
Blastomeren 894.
Blastoporus 899.
Blastula 898.
Bleichsucht 50.
Bleichungswerte 786.
Blendung 776.
Blendungsschmerz 776.
Blepharospasmus 623.
Blickebene 795.
Blick, Erhebungswinkel 795.
Blickfeld 795.
Blicklinie 795.
— Bewegungsraum 795.
Blickpunkt 795.
Blick, Seitenwendungswinkel 796.
Blinddarm 294.
Blinder Fleck 772.
Blinzeln 623.
Blockfasern 120.
Blockierung des Nerven 565.
Blut, Alkalescenz 30.
Blutanalyse 75.
Blutbewegung in den kleinsten Gefäßen 159.
— in den Venen 159.
Blutcylinder 394, 398.
Blut, defibriniert 66.
Blutdruck 145.
— Einfluß der Muskelarbeit auf den 150.
— in der Arteria pulmonalis 153.
— in den Arterien 148.
— in den Capillaren 152.
— in den Venen 152.
Blutdruckschwankungen, pulsatorische 150.
— respiratorische 151.
— Traube-Heringsche 151.
Blutegel 67.
Bluterkrankheit 68.
Blut, Farbe 28.
Blutfarbstoff 31, 53.
— im Harn 394.
Blut, Formelemente 31.
Blutgase 81.
— Dissociation 199.
Blutgefäßdrüsen 429.
Blutgefäße 129.
Blut, Gefrierpunkt 31, 38.
Blutgerinnung 66.
Blut im Harn 394.
Blutinseln 907.
Blutkörperchen, Auswanderung 160.
— Entstehung 44.
— rote 31.
— Untergang 45.
— weiße 45.
Blutkörperchenzählung 33.
Blutkörperchen, Zahl 32.
Blut, Kohlensäure im 85.
Blutkuchen 66.
Blut, Lackfarbigwerden 35, 39.
Blutmenge 86.
Blut, Nachweis im Harn 395.
Blutplättchen 48.
Blutplasma, 65, 71.
Blut, Reaktion 29.
— Sauerstoff 83.
— Schutzstoffe 73.
Blutschwitzen 426.
Blutserum 66, 71.
Blut, spezifisches Gewicht 28.
Blutstaub 49.
Blut, Stickstoff 86.
— Strombewegung 132.
Blutstrom, Geschwindigkeit 154.
Blut, Temperatur 443.
— Transfusion 162.
Blutverluste 88.
Böttgers Probe 20.
Bogengänge 841.
Bohnen 337.
Bojanussches Organ 416.
Bolus 222.
Bombe, calorimetrische 440.
Bouillon 335.
Bowmansche Kapsel 365.
— Membran 740.
Bowmansche Theorie der Harnabsonderung 405.
Bradykardie 140.
Branntwein 340.
Brechbewegung 232.
— Centrum 671.
Brechende Flächen, Centrierung 763.
Brechkraft 751.
Brechmittel 233.
Brechungsexponent 746.
Brechungsindex 746.
Brechungsindices der Augenmedien 751.
Brechungsverhältnis 746.
Brennlinie 757.
Brennpunkt 747, 750.
Brenzkatechin 384.
Briefkuvertkrystalle 399.
Brocasches Centrum 719.
Bronchiales Atmen 183, 184.
Bronchialfremitus 184.
Bronchialgefäße 169.
Bronchophonie 185.
Brot 336.
Brückenkrümmung 904.
Brunnenwasser 326.
Brunnersche Drüsen 282.
Brunst 885.
Brustregister 540.
Bürstenbesatz 247, 365.
Bürzeldrüsen 422, 428.
Bulbäres System 639, 643.
Bulbärparalyse 672.
Bulbus, Drehpunkt 794.
— olfactorius 607.
Burdachscher Kern 662.
Butter 330.
Butterfett 331.
Butterkügelchen 330.
Buttersäure 18.

Cachexia strumipriva 430.
— thyreopriva 430.
Cadaverin 288, 385.
Calcium im Harn 391.
Callus 358.
Calorie 6.
Calorienbedarf 347.
Calorimetrie 439.
Calorimetrische Bombe 440.
Campanula Halleri 811.
Canales semicirculares 826.
Canalis cochlearis 827.
Capillarelektrometer 578.
Capillaren 130.
— Blutdruck 152.
Capillarpuls 133.
Capillarströmung 128.
Capsula Glissoni 266.
— interna 723, 724.
Caput obstipum 633.
Carbamid 370.
Carbaminsäure 372.
Carcinursäure 416.

Carne pura 335.
Carnin 475.
Carnosin 475.
Carotisdrüse 431.
Casein 15, 330.
— Magenverdauung 252.
Castoreum 428.
Cellularphysiologische Theorie der Lymphbildung 319.
Cellulose 23.
Cement 225.
Centra der Medulla oblongata 670.
— der Sinne 705.
— für die Gefäßnerven 660.
Centrale Innervation des Lesens und Schreibens 721.
Centrales Grau 555, 556.
— Nervensystem 648.
Centralnervensystem, Bildung 927.
Centralwindungen 711.
Centra, psychomotorische 699.
— psychosensorielle 705.
Centrierung der brechenden Flächen 763.
Centrifugalleitende Nerven 605.
Centripetale Ataxie 635.
Centripetalleitende Nerven 606.
Centrolecithale Eier 883.
Centrosoma 895.
Centrum anospinale 235, 659.
— für die Ausdrucksbewegungen 727.
— der beschleunigenden Herznerven 681.
— der Brechbewegung 671.
— Brocasches 719.
— der Defäkation 659.
— für die Ejaculation 659.
— für die Erektion 659.
— für den Gebärakt 660.
— des Gefühls 718.
— für den Geruch 708.
— für den Geschmack 708.
— für die Harnentleerung 659.
— der Hemmungsnerven des Herzens 679.
— des Hustens 671.
— für Körperbewegungen 672.
— für Körpergleichgewicht 672.
— für Körpergleichgewicht und Regulierung der Bewegungen 729, 731.
— für die Kotentleerung 659.
— des Lidschlusses 670.
— des Muskelsinnes 732.
— des Niesens 670.
Centrum für die Phonation 671.
— psychoästhetisches 718.
— psychoakustisches 708, 717.
— psychoalgisches 718.
— psychogeusisches 708, 718.
— psychooptisches 706, 715.
— psychoosmisches 708, 717.
— für die Pupillenerweiterung 658, 671, 764.
— der Pupillenverengerung 728, 764.
— der Saug- und Kaubewegungen 671.
— für den Schlingakt 671.
— der Schweißsekretion 660, 691.
— für die Speichelsekretion 671.
— des Sprachverständnisses 719.
— thermisches 714.
— der Tränenabsonderung 727.
— der Vasodilatatoren 689.
— der Vasomotoren 682.
Cerebrale Atemcentra 674.
Cerebrin 557.
Cerebron 557.
Cerebroside 19, 557.
Cerebrospinalflüssigkeit 733.
Cerumen 423.
Chalazen 883.
Charcotsche Krystalle 206.
Chemie der Atmung 186.
Chemische Reize 483, 560.
— Spannkraft 6.
— Starre 478.
— Wärmeregulation 194, 450.
— Zusammensetzung des Muskels 473.
Chemodynamische Maschine 507.
Chemotaxis 47, 512.
Chemotropismus 47.
Chenotaurocholsäure 274.
Cheyne-Stokessches Respirationsphänomen 678.
Chiasma opticum 608.
Chitin 24, 428.
Chlorhämatin 61.
Chloride im Harn 389.
Chlorocruorin 44.
Chlorose 50.
Cholämie 68, 279.
Cholagoga 278.
Cholalsäure 24, 274.
Cholechrom 272.
Choleinsäure 274.
Cholesterin 19.
Choletelin 276.
Cholesterin der Galle 276.
Cholin 19, 433.
Cholsäure 24, 274.
Cholurie 395.
Chondrin 15.
Chondroitin 15.
Chondroitinschwefelsäure 15.
Chondroklasten 48.
Chondromucoid 15.
Chondrosin 15.
Chorda dorsalis 904.
Chordae tendineae 98.
Chorda tympani 621.
Chordotonalorgane 844.
Choriata 914.
Chorioidea 741.
Chorioidealpigment 62.
Chorion 911.
Chorionepithel 911.
Chorion primitivum 900.
Chorionsyncytium 911.
Chromaffine Zellen 431.
Chromatische Aberration 762.
Chromatophoren 428.
Chromidrosis 427.
Chromophane 744.
Chromophotometer 54.
Chromo-Proteide 14.
Chromopsien 609.
Chromosomen 894.
Chronophotographische Aufnahmen 525.
Chronotrope Wirkung 121.
Chylurie 398.
Chylus 315.
Chylusgefäße 300. 310, 313.
Chymosin 17, 252.
Chymus 249.
Cicatricula 883.
Ciliarmuskel 741.
Ciliarnerven 613.
Ciliarteil 741.
Cilien 512.
Citronensäure 24, 332.
Clarkesche Säule 648, 662.
Cochlea 826.
Coecitas verbalis 717.
Coelom 907.
Coffein 25, 338, 379.
Coffeindiurese 408.
Cohnheimsche Felder 465.
Cohnheim-Langerhanssche Nervenendigung 855.
Collateralen 550, 662.
Collodium 23.
Coloboma 929.
Colorimetrische Bestimmung des Hb 54.
Colostrum 328, 332.
Colostrumkörperchen 328.
Columella 844.
Coma diabeticum 388.
Comedo 427.
Commissurenfasern 722.
Conglutin 13.
Conjugation 874.

Consensuelle Pupillarreaktion 765.
Contractilität der Gefäße 131.
— des Herzens 113.
Contraction. Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Muskel 501.
Contractionswelle 501.
Contractur 491.
Corium 418.
Cornea 740.
Corona radiata 880.
Coronararterien 94.
Corpora quadrigemina 728.
Corpus albicans 886.
— luteum 886.
— striatum 725.
— trapezoideum 624.
Corticomuskuläre Bahn 723.
Cortisches Organ 827.
Cotyledonen 915.
Cranio-tympanale Leitung 817.
Cremasterreflex 651.
Crescente 491.
Crista acustica 827.
Crusta phlogistica 66.
Cumulus oophorus 881.
Cupula 827.
Curare 485.
Cursehmannsche Spiralen 206.
Cuticularsaum 301.
Cutis 417.
Cyklisehe Albuminurie 392.
Cylindergläser 763.
Cylindroide 398.
Cystein 10.
Cysteinsäure 275.
Cysticula 843.
Cystin 10, 385.
Cystinurie 385.
Cytolysine 41.
Cytosin 14, 25.

Dämmerungssehen 787.
Dämmerungswerte 788.
Dämpfung des Perkussionssehalles 181.
— des Trommelfells 820.
Darmatmung 209.
Darmbakterien 286.
Darmbewegung 233.
Darmbewegungen, Innervation 237.
Darmdivertikel 922.
Darmfaserplatte 904.
Darmfistel 283.
Darm, Gärungszersetzungen 285.
Darmgase 285.
Darm, Gegenschaltung 234.
Darmnabel 906, 922.
Darmnerven 238.
Darmparalyse 239.
Darmparese 239.
Darmsaft 282.
Darmzotten 301.
Darwinsche Theorie 931.
Dauerkontraktion 498, 596.
Decidua 910.
Deciduata 915.
Deckfarbe des Blutes 28.
Deckknochen 916.
Decrescente 491.
Decussatio pyramidum 663, 723.
Defäkation, Centrum 659.
Defibriniertes Blut 66.
Degeneration, fettige, der Nerven 566.
— retrograde der Nerven 566.
— sekundäre 566, 661.
Deglutatio 227.
Deitersscher Kern 624.
Dekrement der Erregungswelle 586.
Demarkationsstrom 584.
Demourssche Membran 740.
Denaturierung 11.
Dendriten 550.
Denkorgane 721.
Dentin 224.
Dentinkeim 225.
Depletorische Transfusion 162.
Depressive Kathodenwirkung 592.
Depressorische Nerven 684.
Desamidierung 372.
Descemetsche Membran 740.
Descendenztheorie 931.
Descensus testiculorum 925.
Deuteranopen 784.
Deuteroalbumosen 250.
Deuteroanomale 784.
Deutoplasma 880.
Dextrine 23, 221.
Dextrose 20.
Dextrosurie 396.
Diabetes 272.
Diabetes insipidus 408.
Diabetes, renaler 273.
Diätformen 346.
Diamine 288.
α-, ε-Diaminocapronsäure 10.
α-, δ-Diaminovaleriansäure 10.
Diaminurie 385.
Diapedesis 160.
Diaphragma 177.
Diarrhöe 293.
Diastase 221.
Diastatische Fermente 17, 221.
Diastole 96.
Diastolischer Pulsdruck 148, 150.
Dichroitismus 28.
Dichromatische Systeme 784.
Dickdarm 288.
Diencephalon 927.
Differente Elektrode 597.
Differential-Manometer 103.
Differential-Rheotom 588.
Differenztöne 839.
Diffusion 303.
Dihydrocholesterin 279.
Dikroter Nachschlag 138.
Dilatator pupillae 764.
Dimethylxanthin 338.
Dimorphismus der Spermatozoen 926.
Dionaea 295.
Dioptrie 751.
Dioxyphenylessigsäure 385.
Diphthonge 542.
Diplacusis 831.
Dipnoeï 209.
Direkte Herzreizung 116.
— Reizung 481.
Direktes Sehen 774.
Direkte sensorische Kleinhirnbahn 611.
Disaccharide 22.
Disharmonie 838.
Disks 465.
Disparate Netzhautpunkte 800.
Dispora caucasica 333.
Dissimilierung 782.
Dissoziation 579.
Dissoziable Verbindungen 80.
Dissoziation der Gase des Blutes 199.
— des Sauerstoff-Hämoglobins 83.
—, elektrolytisehe 29, 37.
Doppelbefruchtung 893.
Doppelbilder 800.
Doppelbreehende Substanz 465.
Doppelempfindung 572.
Doppelmißbildungen 898.
Doppelsehlägiger Puls 140.
Doppelsinnige Leitung 570.
Doppeltkonturierte Nervenfasern 554.
Dominierende Eigenschaften 896.
Dondersches Gesetz 796.
Dotter 333, 879.
Dotterarme Eier 880, 883.
Dotterhaut 892.
Dotterplättchen 15.
Dottersack 906.
Drehbewegungen 841.
Drehgelenk 516.
Drehmagnetgalvanometer 577.
Drehpunkt des Bulbus 794.
Drehschwindel 842.
Drehspulengalvanometer 578.
Drehungsmoment 518.

Drehungsvermögen, spezifisches 21.
Dreikomponententheorie 782.
Drillinge 893.
Drohnenbrütigkeit 875.
Dromograph 156.
Dromotrope Wirkung 121.
Drosera 295.
Druckempfindungen, zeitliches Verhalten 861.
Druckgefälle 858.
Druck im Herzen 101.
— intralabyrinthärer 828.
— intraokulärer 746.
Druckphosphene 768.
Druckpuls 133.
Druckpunkte 857.
Druckreize, Unterschiedsschwelle 859.
Druck, Schwellenwert 858.
Drucksinn 857.
Drüsen 364.
Drüsenstrom 590.
Ductus Botalli 913, 920.
— cochlearis 827.
— Cuvieri 921.
— deferens, Unterbindung 885.
— omphalomesaraicus 906.
— papillaris 365.
— semicirculares 827.
— venosus Arantii 913.
Dudgeonscher Sphygmograph 136.
Dünndarmzotten 301.
Dulcit 22.
Dunkeladaptation 786.
Dunkelkörnige Cylinder 398.
Duodenaldiabetes 271.
Duodenalfistel 230.
Duplizitätstheorie 788.
Dur-Akkord 829.
Dura mater 732.
Durchfall 293.
Durst 870.
Dynamisches Pferd 505.
Dynamometer 505.
Dyne 4.
Dyslysin 274.
Dysperistaltik 239.
Dyspnoe 675.

Echinochrom 44.
Ecksche Fistel 373.
Edestin 13.
Ei 333, 879.
Ejaculation 890.
— Centrum 659.
Ei, Befruchtung 892.
— Implantation 910.
Eieralbumin 12, 333.
Eier, alecithale 880, 883.
— centrolecithale 883.
— der Tiere 883.
— dotterarme 880, 883.
Eier, Entwicklung 880.
— holoblastische 898.
— isolecithale 883.
— meroblastische 898.
— telolecithale 883.
Eierglobulin 12.
Eigelb 333.
Eigenrhythmus des Muskels 498.
Eigenschaften, dominierende 896.
— latente 897.
— rezessive 897.
Eihäute der Tiere 914.
— menschliche 910.
Eikern 891.
Einfaches Licht 778.
Einfache Zuckung 490.
Einfachsehen 799.
Einfluß des Alters auf den Gasweehsel 195.
— der Atemmechanik auf den Gaswechsel 196.
— des Geschlechtes auf den Gaswechsel 195.
— des Lichtes auf den Gaswechsel 196.
— der Muskelarbeit auf den Blutdruck 150.
— der Muskelarbeit auf den Gaswechsel 193.
— der Nahrungsaufnahme auf den Gaswechsel 193.
— des Schlafes auf den Gaswechsel 196.
— der Temperatur auf den Gaswechsel 194.
Einheit des Tierreiches 931.
Einschleichen des Reizes 563.
Einseitiges Schwitzen 426.
Einzelorgane, Temperatur 444.
Eireifung 882, 891.
Eiscalorimeter 440.
Eischale 883.
Eischläuehe 880.
Eisen im Harn 391.
Eisenstoffwechsel 45.
Eiweiß 333, 883.
Eiweißansatz 354.
Eiweiß, Bildung von Fett aus 355.
Eiweißdrüsen 214.
Eiweißfäulnis 287.
Eiweiß, Fäulnisprodukte 382.
Eiweiß im Harne 392.
Eiweißkörper 9.
— von Bence Jones 393.
Eiweißminimum 345.
Eiweiß, Nachweis im Harn 392.
Eiweißquotient 72.
Eiweißreaktionen 11.
Eiweißregeneration 308.
Eiweißspaltende Fermente 17.
Eiweißsparende Wirkung 354.
Eiweißstoffe, Resorption 306.
Eiweißsynthese 308, 345.
Eiweiß, unentbehrliches 344.
Eiweißzersetzung 342.
Eiweißzufuhr, parenterale 306.
Eizellen 880.
Ekel 870.
Eklampsie 704.
Ektoblast 899, 901, 903.
Elastin 15.
Elastisches Manometer 146.
Elastische Nachschwingungen 491.
Elastische Nachwirkung 471.
Elastische Röhren, Wellenbewegung 129.
Elastischer Zug der Lungen 96. 122, 170.
Elastizität des Muskels 470.
Elastizitätselevationen 140.
Elastizitätskoeffizient 471.
Elastizitätsmaß 471.
Elektrische Fische 601.
Elektrischer Geruch 848.
Elektrischer Geschmack 852.
Elektrische Nervenerregung, Gesetz der 563.
Elektrisches Organ 601.
Elektrische Reize 485.
Elektrischer Schwindel 843.
Elektrizität, Leitung 574.
—, therapeutische Anwendung 597.
Elektrode, differente 597.
—, gleichartige 579.
—, indifferente 597.
—, unpolarisierbare 579.
Elektrokardiogramm 107.
Elektrolyse 578.
Elektrolyte 578.
Elektrolytische Dissoziation 29, 37, 579.
Elektromotorische Kraft 574.
Elektrophysiologie 574.
Elektrotonus 590.
— Erregbarkeit der Nerven 592.
— physikalischer 590.
— physiologischer 590.
Element, galvanisches 574.
Elemente, konstante 579.
— thermoelektrische 438.
Elternzeugung 873.
Embryo, Abschnürung 905.
— Gaswechsel 912.
Embryologie 2.
Embryonalfleck 899.
Embryonalschild 899.
Embryotrophe 912.
Emmetropie 759.
Empfängnishügel 892.
Empfindung der Kopfbewegungen 841.

Empfindung der Lage 841.
Empfindungen, subjektive 740.
Emulsion 18, 260, 280.
Endbäumchen 550.
Endigungen der sensiblen Nerven 853.
— des N. acusticus 827.
Endkolben 854.
Endogene Bahnen 667.
— Harnpurine 378.
Endokardium 91.
Endolymphe 826.
Endscheibe 466.
Energie 5.
— der Bewegung 5.
— der Lage 5.
— Erhaltung 6.
— kinetische 5.
— potentielle 5.
— sinkende 491.
— spezifische 605.
— steigende 491.
Energiewechsel 7, 325.
Enkephalin 557.
Entartungsreaktion 600.
Entdeckung des Kreislaufes 165.
Enterie system 639.
Enterokinase 259.
Entfernung, Schätzung 806.
Enthirnungsstarre 654.
Entleerung des Harns 414.
— des Kotes 234.
Entmethylierung 379.
Entnervter Muskel 485.
Entoblast 899.
Entoptische Erscheinungen 766.
Entoptische Pulserscheinung 145, 768.
— Schatten 767.
Entotische Wahrnehmungen 840.
Entspannungszeit 110.
Entstehung der Harnsäure im Körper 377.
— des Harnstoffs 372.
— der roten Blutkörperchen 44.
Entwicklung 873.
— der Eier 880.
— der Muskeln 468.
— des Tierreiches 931.
Entwicklungshemmung 661.
Entzündung 446.
Enzyme 15.
Eosinophile Leukocyten 45.
— Zellen 206.
Epiblast 899.
Epidermis 419.
Epiduralraum 733.
Epigastrische Pulsationen 145.
Epigenese 932.
Epiglottis 537.
Epiguanin 379.
Epikardium 91.
Epikritische Harnstoffausscheidung 458.
Epilepsie 704, 714.
— sensitive 718.
Epileptoider Schweiß 426.
Episarkin 379.
Epitheleylinder 398.
Epithelkörperchen 430.
Epithelmuskelzellen 531.
Epithel, respiratorisches 168.
Erblichkeit 931.
Erbmasse 896.
Erbrechen 232.
Erbsen 337.
Erektion 889.
— Centrum 659.
Erepsin 17, 285.
Erfolgsorgan 570.
Erg 4.
Ergograph 511.
Ergrauen der Haare 420.
Erhaltung der Energie 6.
Erhebungswinkel des Blickes 795.
Erhöhung der Körpertemperatur 456.
Erhöhung des Stoffwechsels 356.
Erholung 509.
Erinnerungsfeld, akustisches 717.
— optisches 715, 717.
Erkältung 204.
Ermüdung 870.
— des Muskels 508.
— des Nerven 565.
Ermüdungsabfall 509.
Ermüdungskurve 509.
Ermüdungsstoffe 509.
Ernährende Klistiere 311.
Ernährung 325.
— des Herzens 93.
— fötale 912.
— subcutane 311.
Erregbarkeit des Muskels 481.
— des Nerven 559, 565.
— des Nerven im Elektrotonus 592.
— des Rückenmarks 667.
Erregungsorgan 570.
Erregungsnachdauer 790.
Ersehöpfung 509.
Erster Kreislauf 907.
Erstickte, künstliche Atmung 679.
Erstickung der Nerven 559.
Erstickungskrämpfe 675, 690.
Erweiterung der Pupille 764.
Erythroblasten 44.
Erythrocyten 31.
— der Tiere 43.
Erythrocytosis 50.
Erythrodextrin 23, 221.
Erythromelalgie 688.
Esbachs Albuminimeter 393.
Eserin 766.
Eudiometer 82.
Euglobulin 72.
Euphorie nach Alkoholgenuß 340.
Eupnoe 675.
Evolution 933.
Excitomotorische Nerven 606.
Exkrete 364.
Exogene Harnpurine 378.
Exophthalmus 793.
Experimentelle Glykosurie 272.
Explosivae 544.
Exspiration 170.
Exspirationscentrum 674.
Exspiratoren 177.
Exstirpation des Ggl. Gasseri 620.
— des Großhirns 693.
— des Kehlkopfes 547.
— einer Kleinhirnhälfte 731.
— der motorischen Regionen 704.
— einer Niere 410.
— des Pankreas 271.
— des Rückenmarks 660.
Extinktionskoeffizient 54.
Extraktivstoffe des Muskels 475.
Extrastrom 581.
Extrasystole 114.
Exzentrische Wahrnehmung, Gesetz 866.

Facettenauge 810.
Facialislähmung 622.
Fadenzellen 827.
Faeces 289.
Fäulnisprodukte des Eiweiß 382.
Fäulniszersetzungen im Darme 285.
Falsettstimme 540.
Farbe des Blutes 28.
Farbenblindheit, partielle 784.
— totale 785, 789.
Farbencentrum 716.
Farbenkreisel 778, 790.
Farbenmischung 778.
Farben, Sättigung 778.
Farbensinn, Schwäche 784.
— Störungen 783.
Farbentafel, geometrische 779.
Farbentüchtigkeit 785.
Farben, Wahrnehmung 777.
Farbenwahrnehmung, Theorien 781.
Farbige Schatten 792.

Farbloses Intervall 787.
Farbstoffe des Harns 386.
Fasciculus longitudinalis medialis 620.
Faserstoff 65.
Fechners psychophysisches Gesetz 739.
Federmanometer 146.
Federmyographion 489.
Federrheonom 564.
Fehlingsche Lösung 21.
Feingranulierte Cylinder 398.
Feinheit des Geschmackes 851.
— der Nase 848.
— des Ohres 831.
Fellinsäure 274.
Fermente 15.
— des Harns 389.
— diastatische 221.
— pflanzliche 295.
— uricolytische 377.
— Zerstörung im Darm 285.
Fernpunkt 758.
Ferricyanidmethode 81.
Ferrin 272.
Ferrometer 56.
Fettansatz 353.
Fett, Bildung aus Eiweiß 355.
— Bildung aus Kohlehydraten 355.
Fettblümchen 295.
Fettdepots 354.
Fette 18.
— eiweißsparende Wirkung 354.
— Emulsion 260.
— Resorption 308.
Fettige Degeneration der Nerven 566.
Fett im Harn 398.
Fettkost, reine 352.
Fettmark 44.
Fettmast 352.
Fettsäuren 18.
— Krystalle 206.
Fettspaltende Fermente 17.
Fettsucht 356.
Fettträger 338.
Fett, Ursprung im Körper 354.
Feuchtigkeit, absolute 189.
— der Luft 189.
— relative 189.
Fibrilläre Zuckungen 486.
Fibrin 13, 66.
Fibrinferment 17, 68.
Fibringeneratoren 68.
Fibringlobulin 13, 72.
Fibrinogen 13, 68.
Fibrinolyse 66.
Fibrinoplastische Substanz 68, 72.
Fibroin 15.
Fieber 457.
— Stoffwechsel 458.
Filaria sanguinis 399.
Filtration 302.
Finnen 336.
Fissura calcarina 715.
— sterni 915.
Fistelstimme 540.
Fixation des Kopfes auf der Wirbelsäule 523.
Fixieren 774.
Flammenspektra 57.
Fleehsigsches Bündel 666.
Fleck, blinder 772.
Fleisch 334.
Fleischbrühe 335.
Fleischextrakt 335.
Fleischfressende Pflanzen 295.
Fleischfresser 351.
Fleischkonserven 335.
Fleischkost 351.
Fleischmast 352.
Fleischmilchsäure 24, 334, 388, 475.
Fleisch, Nutzwert 441.
Fleischverderbnis 335.
Fleisch, Zubereitung 335.
Fliegen 530.
Fliegenfalle 295.
Flimmerbewegung 512.
Flimmern 791.
— des Herzens 95, 116, 117.
Florencesche Krystalle 876.
Fluchtbewegungen 652.
Flüssigkeitswechsel im Auge 746.
Flüstersprache 541.
Flug 530.
Fluorescein 746.
Fluorescenz 777.
— der Gallensäuren 275.
Fluoridplasma 65.
Flußwasser 326.
Förderungsnerven 121.
Fötaler Darm 238.
Fötale Ernährung 912.
Fötaler Harn 368.
— Kreislauf 913.
Fötale Lunge 172.
Fokus 750.
Follicularstränge 315.
Formant 834.
Formelemente des Blutes 31.
Formen der Fortpflanzung 873.
Fortbewegung, horizontale 527.
Fortgeleitete Herztöne 161.
Fortpflanzung, Formen 873.
— geschlechtliche 874.
Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktion im Muskel 501.
Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven 570.
— der Pulswelle 141.
Fortpflanzung, ungeschlechtliche 873.
— vegetative 873.
Fovea centralis 774.
Fraktur 358.
Frauenmilch 329.
Fraunhofersche Linien 57.
Freie Atmung 870.
— Salzsäure 244.
Freiwillige Ablenkung 577.
Freßzellen 48.
Froschherz 113.
Froschherz-Manometer 95.
Frosch, Lymphräume 322.
Fruchthof 899.
Fruchtwasser 908.
Fruchtzucker 22.
Fructose 22.
Fühlsphäre 709.
Fundusdrüsen 241.
Fundusteil des Magens 230.
Funktionen, höhere psychische 719.
Furche, Harrisonsche 176.
Furchung 894.
— aequale 897.
— inaequale 897.
— partiale 898.
Furchungskugeln 894.
Furchung, totale 897.
Fuscin 742.
Fuselöl 340.
Fusionsbewegungen 799.
Fußgewölbe 524.

Gähnen 186.
Gänsehaut 420.
Gärtnersches Tonometer 148.
Gärung 340.
Gärungserreger 286.
Gärungsmilchsäure 24.
Gärungsprobe 21.
Gärungszersetzungen im Darme 285.
Galaktose 22.
Galle 273.
— Absonderung und Ausscheidung 277.
— krystallisierte 274.
Gallenbestandteile im Harn 395.
Gallenblase 266, 278.
Gallenfarbstoffe 275.
Gallenfisteln 277.
Gallengänge 266.
Gallenkreislauf 279.
Gallensäuren 274.
Gallensteine 292.
Galle, Rückresorption 278, 279.
— Wirkung 280.

Galopp 529.
Galtonsche Pfeife 830.
Galvanische Durchleitung 427.
Galvanischer Strom 574.
— Strom, Teilung 576.
Galvanisches Element 574.
Galvanometer 577.
Galvanotaxis 512.
Galvanotonus 564.
Ganglion ciliare 613.
— coeliacum 642.
— jugulare 626.
— mesenteric. sup. 642.
— nodosum 626.
— oticum 618.
— petrosum 625.
— semilunare Gasseri 610.
— — Exstirpation 620.
— sphenopalatinum 616.
— spirale 623, 827.
— submaxillare 216, 619.
— vestibulare 624, 827.
Ganglien, prävertebrale 640.
— sensible 551.
— sympathische 551.
— vertebrale 640.
Ganglienzellen 550.
Ganglienzellenhypothese 556.
Gangrän, symmetrische 688.
Gartnersche Gänge 924.
Gasaustausch 198.
Gasdiffusion in der Lunge 197.
Gase des Blutes 79.
— im Darm 286.
— des Harnes 392.
— der Körperhöhlen 201.
— der Lymphe 201.
— im Magen 246.
— im Muskel 475.
— giftige 204.
— irrespirable 204.
Gasfreies Hämoglobin 58.
Gassekretion in der Lunge 199.
Gastrula 899.
Gaswechsel des Embryos 912.
— Einfluß des Alters 195.
— Einfluß der Atemmechanik 196.
— Einfluß des Geschlechtes 195.
— Einfluß des Lichtes 196.
— Einfluß der Muskelarbeit 193.
— Einfluß der Nahrungsaufnahme 193.
— Einfluß des Schlafes 196.
— Einfluß der Temperatur 194.
— Größe 197.
— in den Geweben 201.
— respiratorischer 192.
Gebärakt, Centrum 660.
Geburt 929.
Gedächtnis 714.
Gedämpfter Perkussionsschall 181.
Gefäße, Contractilität 131.
— Geräusche 161.
— Töne 161.
Gefäßhemmungsnerven 689.
Gefäßknäuel 365.
Gefäßnaht 359.
Gefäßnervencentra 660.
Gefäßschattenfigur 767.
Gefäßsystem, Bildung 918.
Gefrierpunkt des Blutes 31, 38.
Gefrierpunktserniedrigung 35.
— des Harns 368.
Gefühl 856.
Gefühlscentrum 718.
Gefühls, Leitungsbahnen des 724.
Gefühlsnerven 606.
Gefühlssinn 853.
Gegenschaltung des Darmes 234.
Geharbeit 527.
Gehen 525.
Gehirnblasen 903.
Gehirn, Blutversorgung 683.
— des Hundes 700.
Gehirndruck 734.
Gehirngeräusch 161.
Gehirnkrümmungen 904.
Gehirnnerven 607.
Gehörgang 818.
Gehörknöchelchen 821.
— Muskeln 823.
Gehörsempfindungen, subjektive 840.
Gehörssinn 816.
Gehörswahrnehmung, objektive 839.
Geistige Tätigkeiten 445, 693.
Gekreuzte Reflexe 653.
Gelbsehen 280.
Gelbsucht 279.
Gelenke 515.
Gelenkkörperchen 854.
Gellende Töne 820.
Gemeingefühle 870.
Gemischtes Licht 778.
Gemüse 338.
Generatio aequivoca 873.
Generationswechsel 875.
Genußmittel 338.
Geometrische Farbentafel 779.
Geradestehen 523.
Geräusch des gesprungenen Topfes 183.
Geräusche 828.
— in den Gefäßen 161.
— Wahrnehmung 837.
Geräuschsinnesorgan 837.
Gerinnung des Blutes 66.
Gerinnung der Milch 331.
Gerinnungsfermente 17.
Gerinnungszeit 68.
Geruch, elektrischer 848.
Geruchsempfindung 847.
Geruchssinn 846.
Geruchszentrum 708.
Gesamthärte 326.
Gesamt-Stickstoff, quantitative Bestimmung 374.
Geschlecht, Einfluß auf den Gaswechsel 195.
Geschlechtliche Fortpflanzung 874.
Geschlechtsbestimmung 926.
Geschlechtscharaktere, sekundäre 884.
Geschlechtschromosom 926.
Geschlechtsdrüsen, akzessorische 878.
— innere Sekretion 884.
Geschlechtsgang 924.
Geschlechtshöcker 925.
Geschlechtsorgane, Bildung 923.
Geschlechtsverhältnis 926.
Geschmack, elektrischer 852.
— Feinheit 851.
Geschmackscentrum 708.
Geschmacksempfindungen 850.
Geschmacksfasern, Verlauf der 621.
Geschmacksknospen 850.
Geschmackssinn 849.
Geschwindigkeit des Blutstromes 154.
Geschwindigkeitshöhe 127.
Geschwindigkeit der Leitung der Erregung im Nerven 570.
Gesetz der elektrischen Nervenerregung 563.
— der Erhaltung der Energie 6.
— der exzentrischen Wahrnehmung 866.
— der isolierten Leitung 570.
— der polaren Erregung 594.
— der spezifischen Sinnesenergien 739.
Gesichtsatrophie 619, 644.
Gesichtserscheinungen, subjektive 769.
Gesichtsfeld 754.
Gesichtshalluzinationen 716.
Gesichtshypertrophie 619.
Gesichtsphantasmen 716.
Gesichtssinn 740.
Gesichtsspalte 917.
Getränke, alkaloidhaltige 338.
— alkoholische 339.
Getreide 336.
Gewebe, Gaswechsel 201.
— Resorption aus 310.

Gewebsatmung 200.
Gewicht 360.
Gewürze 340.
Gicht 379.
Giftdrüsen 293.
Giftige Gase 204.
Giftigkeit des Harnes 419.
Ginglymus 515.
Gipfelzeit 491, 495.
Glandula carotica 431.
Glandulae parathyreoideae 430.
Glandula parotis 218.
— sublingualis 218.
— submaxillaris 216.
Glandulae suprarenales 431.
Glandula thyreoidea 429.
Glanz 805.
Glaskörper 745.
Glatte Muskeln 468, 493.
Gleichartige Elektroden 579.
Gleichgewicht des Körpers 731, 843.
— des Stoffwechsels 341.
Gleichnamige Hemianopsie 608.
Gleichung, optische 780.
— Rayleighs 783.
Gleichwarme Tiere 194, 442.
Gliadin 13.
Globin 60.
Globuline 12.
Globulinfraktion 71.
Globus hystericus 632.
Glomerulus Malpighianus 365.
Glottis 535.
Glucosamin 14, 24.
Glutaminsäure 10.
Glutencasein 13.
Glutenfibrin 13.
Glutin 15.
Glutolin 72.
Glycerin 18.
Glycerinphosphorsäure 19.
Glycin 25.
Glycylglycin 10.
Glykocholeinsäure 274.
Glykocholsäure 274.
Glykogen 23, 267, 475.
Glykogenbildung 270.
Glykogenschwund, postmortaler 476.
Glykokoll 9, 25, 274, 381.
Glykolyse 74.
Glykolytisches Ferment 17, 261.
Glyko-Proteide 14.
Glykose 20.
Glykosurie 396.
Glykosurie, alimentäre 272.
Glykosurie, experimentelle 272.
Glykuronsäure 24, 388.
Gmelinsche Gallenfarbstoffprobe 276.
Gollscher Kern 662.
Goltzscher Klopfversuch 680.
— Quarrversuch 656.
Gowerssches Bündel 667.
Graafscher Follikel 881.
Granula 45.
Gratioletsche Sehstrahlung 608.
Grenzstrang des Sympathicus 639.
Größe des Gaswechsels 197.
— des Pulses 140.
Größenwahrnehmung 806.
Größe, scheinbare 753.
Großhirn 693.
— Exstirpation 693.
Großhirnganglien 725.
Großhirn, Leitungsbahnen 722.
Großhirn-Oberfläche, Topographie 711.
Großhirnrinde, histologische Struktur 698.
Grünblinde 784.
Grundfarben 781.
Grundgesetz, biogenetisches 932.
Grundton 830, 832.
Grundumsatz 192.
Guajactinktur 85.
Guanase 17, 377.
Guanidin 10, 24.
Guanidin-α-Aminovaleriansäure 10.
Guanin 14, 25.
Guanylsäure 14.
Gubernaculum Hunteri 925.
Günzburgs Reagens 244.
Gummi 23.
Gurgeln 186.
Gymnema silvestre 848, 852.
Gymnotus electricus 601.

Haarbalgdrüsen 422.
Haare, Ergrauen 420.
Haarpigment 62.
Haarzellen 827.
Haar, Wachstum 421.
Haarwechsel 421.
Hackenfuß 522.
Hämatin 60.
Hämatinsäuren 62.
Hämatogen 333.
Hämatogener Ikterus 280.
Hämatoidin 62.
Hämatoidrosis 426.
Hämatokrit 32.
Hämatoporphyrin 62, 387.
Hämaturie 394.
Hämerythrin 44.
Hämin 61.
Häminkrystalle 61.
Hämochrom 54.
Hämochromogen 60.
Hämocyanin 44.
Hämodromometer 154.
Hämoglobin 31, 53.
Hämoglobinämie 43.
Hämoglobinderivate 60.
Hämoglobin, gasfrei 58.
Hämoglobinkrystalle 53.
Hämoglobin, reduziert 58.
Hämoglobinskala 55.
Hämoglobinurie 43, 394.
Hämokonien 49.
Hämolyse 39.
Hämolysine 40, 73.
Hämometer 54.
Hämophilie 68.
Hämophotograph 55.
Hämopyrrol 62.
Hämosiderin 45.
Hämotachometer 155.
Härte des Pulses 141.
— des Wassers 326.
Härtegrad 326.
Haeserscher Koeffizient 368.
Haftzotten 911.
Hahnentritt 883.
Halbdurchlässige Membranen 35.
Halbmonde 215.
Halbschattenapparat 22.
Halbseitenlähmung 667.
Halbvokale 544.
Halbzirkelförmige Kanäle 826, 841.
Halluzinationen 740.
Halsfistel 917.
Halsganglion, oberes 640.
Halsrippen 915.
Haltung, bequeme 523.
Hammer 821.
Hangbein 525.
Haptogenmembran 330.
Haptophore Gruppe 40.
Hardersche Drüse 811.
Harmonie 837.
Harn 367.
Harnabsonderung 404.
Harn, Aminosäuren 384.
— Ammoniak 391.
— Anorganische Bestandteile 389.
— Ansammlung 412.
Harnbereitung 404.
Harnblase 411.
Harn, Blut 394.
— Blutfarbstoff 394.
— Calcium 391.
— Chloride 389.
Harncylinder 398.
Harndrang 413.
Harn, Eisen 391.
— Eiweiß 392.
Harnentleerung 414.
— Centrum 659.
Harnfarbstoffe 386.
Harn, Fermente 389.
— Fett im 398.

Harn, fötaler 368.
Harngärung, ammoniakalische 369.
— saure 369.
Harn, Gallenbestandteile 395.
— Gase 392.
— Gefrierpunktserniedrigung 368.
— Giftigkeit 410.
— hochgestellter 368.
— Kalium 391.
Harnkanälchen 365.
Harn, Kohlehydrate 389.
Harnkonkremente 400.
Harnleiter 410.
Harn, Magnesium 391.
Harnmenge 367.
Harn, Natrium 391.
Harnorgane, Bildung 923.
Harn, Phosphorsäure 390.
Harnpurine, endogene 378.
— exogene 378.
Harn, Reaktion 369.
Harnröhre 412.
Harnsack 909.
Harnsäure 25, 375.
— Abbau 377.
— Bestimmung 379.
— im Blute 376.
— Entstehung im Körper 377.
Harnsäurezerstörung 377.
Harn, Salzsäure 389.
Harnsaure Salze 376.
Harn, Schleim 393.
— Schwefelsäure 390.
— Sedimente 397.
— spezifisches Gewicht 368.
Harnsteine 400.
Harn, Stickstoffverteilung 371.
Harnstoff 24, 370.
Harnstoffausscheidung, epikritische 458.
Harnstoff, Entstehung 372.
— Nachweis 374.
— quantitative Bestimmung 374.
— salpetersaurer 370.
— substituierter 373.
Harn, Temperatur 443.
— Traubenzucker 389.
— Übergang verschiedener Stoffe 409.
— Zucker 396.
— Zurückhaltung 414.
Harrisonsche Furche 176.
Hasenscharte 917.
Haube 293.
— roter Kern 666.
Hauptebene 747.
Hauptpunkt 747.
Hauptschluckstellen 228.
Hauptzellen 241.
Haut 417.
Hautatmung 200.
Hautfaserplatte 904.
Hautmuskeln, Turnen der 452.
Hautmuskelschlauch 428, 531.
Hautpigment 419.
Hautreflexe 650.
Haut, Resorption 427.
Hautsinnesempfindung 856.
Haut, Sinnespunkt 856.
Hautskelet 428.
Hautstrom 584, 590.
Hauttätigkeit, Unterdrückung 423.
Hauttalg 423.
Haut, Temperatur 443.
— Transplantation 359.
— Überfirnissen 423, 462.
Hayemsche Flüssigkeit 35.
Hebelwirkung der Muskeln 518.
Hefe 336, 340.
Hefepreßsaft 340.
Heilgymnastik 521.
Heiserkeit 547.
Helikotrema 826.
Helladaptation 786.
Hellers Blutprobe 395.
Helligkeit im Spektrum 788.
Helmholtzsche Regel 495.
— Vorrichtung 581.
Hemeralopie 789.
Hemianopsie, gleichnamige 608.
— homonyme 608.
Hemicrania 688.
Hemipepton 257.
Hemiplegie, alternierende 724.
— cerebrale 711.
Hemmung der Reflexe 656.
Hemmungscentrum 656, 705.
Hemmungsnerven 121, 606, 665.
— des Herzens, Centrum 679.
Henlesche Schleife 365.
Hensensche Linie 465.
Hepatogener Ikterus 280.
Hepatopankreas 295.
Herabsetzung der Körpertemperatur 461.
— des Stoffwechsels 356.
Hermaphroditismus 874.
— verus 926.
Hernia 925.
Herpes Zoster 619.
Herz 91.
— Aa. coronariae cordis 94.
Herzanlage 906.
Herzarbeit 100.
Herz, Automatie 115, 117.
Herzbeutel 91.
Herzbewegung 96.
— Ursache 117.
Herzbewegung, zeitliche Verhältnisse 108.
Herz, Bildung 918.
— Contractilität 113.
— Coordination d. Bewegung 117.
— Dämpfung 182.
— Druck im 101.
— embryonales 118.
— Ernährung 93.
Herzfehlerzellen 206.
Herzflimmern 95, 116, 117.
Herzganglien 117.
Herz, Gewicht- und Maßverhältnisse 93.
Herzgeräusche 110.
Herzgifte 117.
Herzgröße 93.
Herzhemmungscentrum 679.
Herz, Hemmungsnerven 121.
Herzhypertrophie 101.
Herz, Isolierung 93.
— Klappen 93.
— Kranzgefäße 94.
Herzleere 182.
Herzmuskel, physiologische Eigenschaften 113.
Herznerven 120, 630.
Herzreflexe 122.
Herz, Reizbarkeit 113.
— Reizleitung 115.
Herzschlag 95.
Herz, Schlagvolumen 99.
— Selbststeuerung 94.
Herzspitze 121.
Herzspitzenstoß 104.
Herzstoß 104.
Herzstoßkurve 105.
Herztemperatur 444.
Herztetanus 115.
Herztöne 110.
— fortgeleitete 161.
Herz- und Lungengrenzen 182.
Herz, Wiederbelebung 95.
Heteroalbumose 250.
Heterochromosom 926.
Heterogonie 875.
Heterologe Reize 738.
Heteroplastische Transplantation 359.
Heterotope Ursprungsreize 119.
Heteroxanthin 379.
Hexenmilch 329.
Hexahydrohexaoxybenzol 24.
Hexosen 20.
Hidrotica 424.
Hinteres Längsbündel 620, 624.
Hintere Wurzeln 638.
Hinterhirn 903.
Hinterhornrest 648, 663, 666.
Hinterstränge, Ventralfeld 667.
Hinterstrang 648.

Hinterstrangbahn 662, 666.
Hinterwurzelfasern, absteigende 663.
Hippursäure 381.
Hippus 610.
Hirnanhang 434.
Hirnbewegungen 733.
Hirnhäute 732.
Hirnrindenreflexe 765.
Hirudin 67.
Hissches Atrioventricularbündel 92, 120.
Histidin 10.
Histologische Struktur der Großhirnrinde 698.
Histone 13.
Hitzeempfindung 862.
Hochgestellter Harn 368.
Höhe des Klanges 829.
— des Stimmtones 540.
Höhere psychische Funktionen 719.
Höhlen, seröse 313.
Hörsphäre 708, 717.
Hörstifte 844.
Hörtheorien 836.
Hohlmuskeln 517.
Hohlvenensinus 113, 117.
Holoblastische Eier 898.
Homocerebrin 557.
Homöoplastische Transplantation 359.
Homogenes Licht 778.
— Stadium 486.
Homogentisinsäure 385.
Homoiotherme Tiere 194, 442.
Homologe Reize 738.
Homonyme Hemianopsie 608.
Hordein 13.
Horizontale Fortbewegung 527.
Horizontale Trennungsebene des Auges 795.
Hormone 364, 429.
Hornblatt 904.
Hornhaut 740.
Hornhautdruckfalten 767.
Hornscheide 554.
Hornschicht 419.
Hornzahn 224.
Horopter 800.
Hubarbeit 100.
Hühnerei 333, 883.
Hülsenfrüchte 337.
Humor aqueus 745.
Hund, Gehirn 700.
Hunger 348, 870.
Hungerkot 289.
Hungerkünstler 349.
Hungerzustand 350.
Husten 185, 627.
— Centrum 671.
Hyaline Cylinder 398.
Hydraemie 74, 77.
Hydrobilirubin 276.
Hydrocephalus 693.
Hydrochinon 384.
Hydroparacumarsäure 288, 384.
Hydrophobie 651.
Hydrops 321.
Hygrometer 189.
Hypoglykocholsäure 274.
Hypalgie 867.
Hyperakusis 623.
Hyperalgie 867.
Hypercholie 280.
Hypergeusie 853.
Hyperglykämie 73, 78.
Hyperidrosis 426.
Hyperinose 71.
Hyperisotonie 38.
Hyperkinesie 668.
Hyperopie 759.
Hyperosmie 607.
Hyperthyreoidie 431.
Hypertrophie des Herzens 101.
Hypinose 71.
Hypisotonie 38.
Hypnotismus 696.
— bei Tieren 697.
Hypoblast 899, 901, 904.
Hypogeusie 853.
Hypoleukocytose 48.
Hypophysis 434.
Hyposmie 607.
Hypospadie 926.
Hypoxanthin 14, 25, 377, 379.

Jacobsonsches Organ 849.
Icterus 279.
— neonatorum 280.
Identische Netzhautpunkte 800.
Idiochromosom 927.
Idiomuskuläre Contraction 486.
Idioplasma 896.
Jeeorin 19, 74, 271.
Illusionen 740.
Imidazol-α-aminopropionsäure 10.
Imidoharnstoff 24.
Immunität 40.
Implantation des Eies 910.
Imponderable Materie 2.
Inadäquate Reize 738.
Inaequale Furchung 897.
Inanition 348.
Indifferente Elektrode 597.
Indifferenzpunkt 592.
Indifferenztemperatur 862.
Indigoschwefelsaures Natrium 407.
Indigrot 383.
Indikan 287, 382.
Indirekte Reizung 481.
Indirektes Sehen 774.
Indol 287.
Indol-α-aminopropionsäure 10.
Indoxylschwefelsäure 287.
Indoxylschwefelsaures Kalium 382.
Induktion 580.
Induktionsapparat 580.
Induktionszuckungen, unipolare 581.
Inhibitoren 121.
Injektionen, subcutane 311.
Innere Atmung 168, 200.
Innere Polarisation 579, 591.
— Sekretion 364, 429.
— Sekretion der Geschlechtsdrüsen 884.
— Überwanderung 886.
— Verblutung 688.
Innervation der Blase 413.
— der Darmbewegungen 237.
— der Magenbewegungen 231.
— der Milchdrüse 329.
— der Niere 408.
— reziproke 705.
— der Speicheldrüsen 216.
— des Uterus 930.
Inosinsäure 14, 475.
Inosit 24.
Inositurie 397.
Inotrope Wirkung 121.
Inspiration 170.
Inspirationscentrum 674.
Inspiration, prämortale 676.
Inspiratoren 176.
Insuffizienz, aktive 520.
— der Klappen 101.
— passive 520.
Intelligenz im Tierreich 695.
Intercentrale Nerven 606.
Intercostalmuskeln 179.
Intermediäre Stoffwechselprodukte des Eiweiß 384.
— Vererbung 896.
Intermediärgebiet 721.
Intermittierende Netzhautreizung 791.
Interrenalsystem 431.
Interstitielle Drüse des Testikels 885.
— Gewebe des Ovariums 885.
— Zwischenzellen des Hodens 885.
Intersystole 102.
Intervall 830.
— farbloses 787.
Intervillöse Räume 911.
Intralabyrinthärer Druck 828.
Intraokulärer Druck 746.
Intrapolare Strecke 592.
Inulin 22, 23.
Invertierende Fermente 17.

Invertin 17, 284.
Invertzucker 23.
Involution des Uterus 931.
Jodothyrin 430.
Johannes Müllers Versuch 124.
Ionen 37.
— aktuelle 29.
— potentielle 29.
Joule 4.
Iris 741, 763.
Irradiation 791.
— der Schmerzen 866.
Irrespirable Gase 204.
Ischuria paradoxa 415.
Isodynamie der Nahrungsstoffe 346, 441.
Isogameten 874.
Isolecithale Eier 883.
Isolierrapport 697.
Isolierte Leitung 570.
— Gesetz 570.
Isolierung des Herzens 93.
Isolysine 42.
Isomaltose 22.
Isometrie 489, 499.
Isotonie 38, 489.
Isotrope Substanz 465.
Juckempfindung 856.
Ixodes ricinus 67.

Kälteempfindung 861.
— paradoxe 862.
Kälteplasma 65.
Kältepunkte 862.
Kältewirkung auf den Körper 460.
Käse 252, 333.
Käsekuchen 331.
Kaffee 338.
Kahlersches Gesetz 662.
Kakao 338.
Kalium im Harn 391.
Kaliumsalze, Wirkung auf das Herz 117.
Kalksalze, Bedeutung für die Gerinnung 70.
Kalkseifen in den Faeces 290.
Kaltblüter 194, 442.
Kaltblütigkeit, künstliche 461.
Kamm 811.
Kammerdruckkurve 102.
Kammerton 830.
Kammerwasser 746.
Kampf ums Dasein 931.
Kanäle, halbzirkelförmige 826, 841.
Kapazität, vitale 172.
Karbolharn 383.
Kardia, Bewegungen 230.
Kardiadrüsen 241.
Kardiaschnürer 230.
Kardinalpunkte, optische 747, 752.
Kardinalvenen 921.
Kardiogramm 105.
Kardiopneumatische Bewegung 124.
Karriere 529.
Kartoffeln 337.
Karyokinese 894.
Kastration 884.
Katakrote Erhebungen 138.
Katalase 17, 85.
Katalepsie 697.
Katalysatoren 16.
Katamenien 885.
Kataphorese 427.
Kataphorische Wirkung 580.
Katelektrotonus 592.
Kathodenöffnungszuckung 599.
Kathodenschließungstetanus 599.
Kathodenschließungszuckung 599.
Kathodenwirkung, depressive 592.
Kaubewegung 222.
Kaubewegungen, Centrum 671.
Kaumagen 295.
Kefir 333.
Kefirpilz 333.
Kehldeckel 537.
Kehlkopf 534.
— Exstirpation 547.
Kehlkopfmuskeln 535.
Kehlkopfnerven 627.
Kehlkopfschluß beim Schlingen 227.
Kehlkopfspiegel 537.
Keimblase 898.
Keimbläschen 879.
Keimblätter 901.
Keimcentren 315.
Keimepithel 880, 905, 924.
Keimfleck 879.
Keimhaut 901.
Keith-Flackscher Sinusknoten 93.
Kerasin 557.
Keratine 15.
Keratitis neuroparalytica 614.
Kernleitertheorie 591.
Kernspindel 895.
Ketosen 20.
Kiefergelenk 222.
Kieferwall 225.
Kjeldahlsche Methode 374.
Kiemen 209.
Kiemenbögen 908.
Kiemenspalten 908.
Kilogrammeter 4.
Kinasen 16.
Kinderlähmung, spinale 668.
Kinematograph 790.
Kinesodische Substanz 667.
Kinetische Energie 5.
Kitzel 870.
Kitzelempfindung 856.
Klänge 828.
Klanganalyse im Labyrinthe 836.
Klangfarbe 829, 832.
Klanghöhe 829.
Klangstärke 829.
Klang, Timbre 829.
Klappen des Herzens 93.
Klappenfehler 101.
Klassifikation der Wirbeltiere 914.
Kleber 336.
Kleberproteinstoffe 13.
Kleider 453.
Kleie 336.
Kleinhirn 730.
Kleinhirnbahn, sensorische 611.
Kleinhirnseitenstrangbahn 666.
Klimakterium 883.
Klistiere, ernährende 311.
Kloake 925.
Kloakenmembran 906.
Klopfversuch 680.
Klumpfuß 522.
Knäueldrüsen 422.
Knäuelsyncytium 365.
Kniegelenk 516.
Kniephänomen 651.
Knochen 515.
Knochenausschläge 515.
Knochenbrüche 358.
Knochenleitung 817.
Knochenmark 44.
Knochen, primordiale 916.
Knochensystem, Bildung 915.
Knochen, Wachstum 918.
Knorpelleim 15.
Knospung 873.
Knotenpunkt 747.
Koagitationsorgane 721.
Koagulation 11.
Koagulose 251.
Kobragift 42, 67.
Kochsalzlösung, physiologische 37.
— Transfusion 163.
Körperbewegungen 693.
— Centrum 672, 729.
Körpereiweiß, Arteigentümlichkeit 308.
Körperfühlsphäre 718.
Körpergewicht 360.
Körpergleichgewicht 693.
— Centrum 672, 729, 731.
Körperhöhlen, Temperatur 443.
Körperlänge 360.
Körperliches Sehen 802.
Körperoberfläche 455.
Körperschwerpunkt 526.
Körpertemperatur 446.
— Erhöhung, 456.

Körpertemperatur, Herabsetzung 461.
— der Tiere 442.
Kohlehydrate 19.
— eiweißsparende Wirkung 354.
— des Harns 389.
Kohlehydratkost, reine 351.
Kohlehydrate, Resorption 304.
Kohlenoxydhämochromogen 60.
Kohlenoxydhämoglobin 58.
Kohlenoxydvergiftung 59.
Kohlensäure-Ausscheidung 197.
Kohlensäure im Blute 85.
Kolbenkeilhämoglobinometer 54.
Kollagen 15.
Kollaps 459.
Kollateralen 550, 662.
Kolloide Substanz 429.
Kombinationstöne 839.
Kompensation der Klappenfehler 101.
Kompensationsmethode 582.
Kompensatorische Augen- und Kopfbewegungen 842.
— Pause 114.
— Systole 114.
Kompensiertes Manometer 146.
Komplement 41.
Komplementärfarben 779.
Komplementärluft 172.
Kompression der Nerven 563.
Konsistenz der Muskelsubstanz 469.
Konsonanten 544.
Konsonanz 837.
Konstante Elemente 579.
Konstanz der Arten 931.
Komsumption bei Krankheiten 458.
Kontaktreizbarkeit der Spermatozoen 892.
Kontiguität 554.
Kontrastfarben 780.
Kontrast, simultaner 791.
— sukzessiver 793.
Konvergenzbewegungen der Augen 758.
Konvergenz der Sehachsen 806.
Konvexlinsen 750.
Konzentrationsketten 29.
Koordination der Herzbewegung 117, 120.
Kopfbewegungen, Empfindung 841.
— kompensatorische 842.
Kopfdarmhöhle 906.
Kopf, Fixation auf der Wirbelsäule 523.
Kopfkappe 906.
Kopfregister 540.
Kopfscheide 908.
Koprosterin 279.
Korrespondierende Netzhautpunkte 800.
Kostformen 346.
Kot, Entleerung 234.
Kotentleerung, Centrum 659.
Koterbrechen 234.
Kraft 4.
Kraftbedarf des Menschen 347.
Kraftmesser 505.
Kraftwechsel 7, 325.
Krampfzentrum 690.
Kranzgefäße des Herzens 94.
Kreatin 24, 334, 475.
Kreatinin 25, 334, 380.
Kreislauf 90.
— Entdeckung 165.
— erster 907.
— fötaler 913.
Kreislaufsbewegung 126.
Kreislauf, Schema 134.
— der Tiere 164.
Kreislaufszeit 158.
Kresol 287, 383.
Kresolschwefelsäure 383.
Kretinismus 430.
Kreuzungspunkt der Sehstrahlen 753.
Krise 458.
Kropf 294.
Kropfmilch 294.
Krypton der Luft 189.
Kryptorchismus 885.
Krystalle, Charcotsche 206.
Krystallisierte Galle 274.
Krystallkegel 809.
Krystallstäbchen 809.
Künstliche Atmung bei Erstickten 679.
— Kaltblütigkeit 461.
Künstlicher Magensaft 246.
Künstliche Parthenogenese 894.
— Vokale 542, 834.
— Züchtung 931.
Kugelgelenk 517.
Kuhmilch 329.
Kulmenzeit 491.
Kumys 333.
Kurzschlußschlüssel 582.
Kurzsichtigkeit 759.
Kymographium 145.
Kynurensäure 385.
Kyphosis 522.

Lab 331.
Labferment 246, 252, 261.
Labmagen 293.
Labyrinth 826.
Labyrinthblase 929.
Labyrinthgrube 929.
Labyrinth, Klanganalyse 836.
Labyrinth, Schalleitung 825.
Labyrinthtonus 843.
Lachen 186, 727.
Lackfarbe des Blutes 28.
Lackfarbigwerden des Blutes 35, 38, 39.
Lactalbumin 12, 331.
Lactase 17, 257, 284.
Lactation 328.
Lactoglobulin 331.
Lactose 22, 332.
Lactosurie 397.
Längenwachstum 360.
Längenzuckung 489.
Längsbündel, hinteres 620, 624.
Lävulin 23.
Lävulose 22.
Lävulosurie 396.
Lage, Empfindung 841.
Lagena 844.
Lagophthalmus 610.
Lamina choriocapillaris 741.
— fusca 741.
— suprachorioidea 741.
Langerhanssche Inseln 273.
Larve 875.
Laryngoskopie 537.
Laryngostroboskop 538.
Latebra 883.
Latente Eigenschaften 897.
— Reizung 490.
Latenz der Nervenendorgane 490.
Latenzzeit 490.
Laterale Schleife 624.
Laterne des Aristoteles 295.
Laufen 527.
Leben 7.
Lebendige Kraft 5.
Lebenskraft 8.
Leber 264.
Leberacini 264.
Lebercirrhose 266.
Leberferment 269.
Lebergalle 273.
Leberzellen 264.
Leber, Zuckerbildung 269.
Lecithine 19.
Lederhaut 418.
Leerer Perkussionsschall 181.
Leersein der Arterien nach dem Tode 684.
Legumin 13, 337.
Leguminosen 337.
Leichenblut 71.
Leichenstarre 476.
Leichenwachs 356.
Leim 15, 345.
Leistenhernie 925.
Leistungskern 40.
Leistungszuwachs 192.
Leiter der Elektrizität 574.
Leitung der Wärme 451.
— doppelsinnige 570.

Leitungsaphasie 721.
Leitungsbahn des bewußten Gefühls 724.
Leitungsbahnen des Großhirns 722.
— des Rückenmarkes 661.
Leitungsbahn der willkürlichen Bewegungen 723.
Leitungsvermögen der Nerven 569.
Leitungswiderstand 575.
Lendenrippen 915.
Leptothrix buccalis 206, 220.
Lesen, centrale Innervation 721.
Leucin 9, 384.
Leukämie 51.
Leukoeyten 45.
— Bewegung 47.
Leukoeytencylinder 398.
Leukocytenfermente 46.
Leukoeyten, Zahl 48.
Leukocytose 48.
Leukopenie 48.
Leukosin 13.
Leydigsche Zwischenzellen des Hodens 885.
Lichtbrechung des Muskels 470.
Licht, einfaches 778.
— Einfluß auf den Gaswechsel 196.
Lichtempfindung, Schwellenwerte 776, 786.
Licht, gemischtes 778.
— homogenes 778.
Lichtzellen 809.
Lider 808.
Lidkrampf 623.
Lidschluß, Centrum 670.
Lieberkühnsche Drüsen 282.
Liebermannsche Reaktion 11.
LiebigscheHarnstofftitrierung 374.
Lienterie 293.
Linse 744.
Linsen 337.
— Sammel- 750.
Linsenschlottern 757.
Lipase 17, 260.
Lipämie 77.
Lipochrom 74.
Lipoide 19.
Lipolyse 73.
Listingsches Gesetz 796.
Lobus electricus 601.
Lochien 931.
Lockesche Lösung 96.
Lösung der Starre 476, 478.
Lokale Färbung 867.
Lokalisation der psychischen Vorgänge 698.
Lokalzeichen 867.
Lokomotionsbewegungen 652.
Lordosis 522.
Ludwigsche Theorie der Harnabsonderung 405.
Lücke 595.
Luft, atmosphärische 189.
Luftballonfahrten 207.
Luftdruck 207.
Lufteintritt in die Venen 162.
Luftfeuchtigkeit 189.
Luftleitung 817.
Luftraum, schädlicher 173.
Luftsäcke der Vögel 209.
Luft, schlechte 203.
Luftschnappen 180.
Luftübertragung 136.
Lunge, atelektatische 172.
— fötale 172.
— Gasdiffusion 197.
— Gassekretion 199.
Lungenäste des Vagus 630.
Lungenalveolen 168.
Lungen, Bau 168.
Lungenblähung 170.
Lungen, elastischer Zug 122, 170.
Lungenfasern des Vagus 676.
Lungen- und Herzgrenzen 182.
Lungenkatheter 198.
Lungen, Resorption 170.
— Staubinfiltration 185.
Lungenventilation 173.
Lunula 419.
Luteinzellen 886.
Lymphagoga 318.
Lymphbahnen des Auges 745.
Lymphbildung, eellularphysiologische Theorie 319.
Lymphdrüsen 314.
Lymphe 315.
—, Bildung 318.
—, Gase 201.
Lymphfollikel 314.
Lymphgefäße 311.
Lymphgefäßnerven 688.
Lymphgerinnung 315.
Lymphherzen 320.
Lymphkuchen 315.
Lymphocyten 46.
Lymphplasma 315.
Lymphräume des Frosches 322.
Lymphserum 316.
Lymphstauungen 321.
Lyse 458.
Lysin 10.

Mach-BreuerscheTheorie 841.
Macula acustica 827.
— lutea 743, 780.
Männlicher Pronucleus 893.
Mästung 341.
Magen, Bewegungen 229.
Magenbewegungen, Innervation 231.
Magencarcinom 245, 249.
Magendarmkanal, Bildung 922.
Magendrüsen 241.
Magenerweichung 253.
Magenerweiterung 300.
Magenexstirpation 253.
Magenfistel 243.
Magen, Fundusteil 230.
Magengase 246.
Magengeschwüre 249.
Magengrübchen 241.
Mageninhalt, Schichtung 230.
Mageninnervation 231.
Magen, Pylorusteil 230.
Magenresektion 244.
Magen, Resorption 300.
Magensaft 243.
Magensaft, künstlicher 246.
Magensaft der Neugeborenen 252.
Magensaft, Sekretion 247.
Magenschleimhaut 241.
Magentätigkeit, Störungen 291.
Magenverdauung 249.
Magenwand, Bewegungen 230.
Magen der Wiederkäuer 293.
Magnesium im Harn 391.
Magneto-Induktion 580.
Makrogameten 874.
Makrostomie 917.
Malaria 50.
Malopterurus 601.
Maltase 17, 257, 284.
Maltose 22, 221.
Malzzucker 22.
Manometer, elastisches 146.
—, kompensiertes 146.
Mareysche Trommel 136.
Mariottescher Versuch 772.
Markhaltige Nervenfasen 553.
Marklose Nervenfasern 552.
Markscheide 554.
Markscheidenentwicklung 661.
Marmeladen 338.
Massage 521.
Maßverhältnisse des Thorax 181.
Mast 352.
Masticatio 222.
Mastzellen 46.
Materie 2.
Maximaler Pulsdruck 148, 150.
Maximale Zuckung 491.
Maximalreiz 491.
Mechanische Reize 484, 562.
Mechanischer Opticusreiz 769.
Mechanisches Wärmeäquivalent 6.
Mechanismus der Atembewegungen 170.
Meckelscher Fortsatz 917.

Medulla oblongata 669.
— automatische Centra 673.
— Centra 670.
Medullarfurche 903.
Medullarrohr 903.
Megalocyten 50.
Mehl 336.
Meibomsche Drüsen 423.
Meissnerscher Plexus 237.
— Versuch 859.
Mekonium 279.
Melanämie 50.
Melanin 45, 387.
Membrana basilaris 827.
— decidua 910.
— granulosa 881.
— menstrualis 888.
— pupillaris 929.
— reuniens inferior 907.
— — superior 907.
— Ruyschii 741.
— testacea 883.
Membranen, halbdurchlässige 35.
—, semipermeable 35.
Membranöse Zungen 532.
Mendelsche Regeln 896.
Mengenverhältnis der Atmungsgase 172.
Menièresche Krankheit 625, 843.
Menschliche Eihäute 910.
Menses 885.
Menstrualblut 68.
Menstruation 885.
—, Einfluß auf den Gaswechsel 196.
Mercaptursäure 385.
Meroblastische Eier 898.
Mesencephalon 903.
Mesenchym 903, 905.
Mesoblast 900, 901.
Mesonephros 923.
Mesophragma 466.
Metacaseinreaktion 261.
Metagenesis 875.
Metallisch klingender Schall 183.
Metalloskopie 861.
Metaminobenzoesäure 373.
Metamorphose 875.
Metamorphosierendes Atmen 184.
Metanephros 924.
Metathrombin 70.
Metencephalon 903.
Methämoglobin 58.
Methylguanidinessigsäure 24.
Methylindol 287.
Methylxanthin 379.
Mettsche Röhren 251.
Mienenspiel 727.
Mikrocephalie 693.
Mikrocyten 50.
Mikrogameten 874.
Mikroorganismen 285.
Mikropyle 880, 892.
Milch 329.
Milchanalyse 332.
Milchbildung 328.
Milchdrüsen 328.
Milchdrüse, Innervation 329.
Milchfett 331.
Milchgerinnung 332.
Milchglobulin 12, 331.
Milchkügelchen 329.
Milchplasma 329.
Milchpräparate 333.
Milchsäure 24, 245, 334, 388, 475, 479.
Milchsäurebacillen 332.
Milchzähne 226.
Milchzucker 22, 332.
Millonsche Reaktion 11.
Milz 45, 434.
Minimaler Pulsdruck 148, 150.
Minimalreiz 491.
Miotica 766.
Mischbewegungen 233.
Mischungsverhältnis der N-haltigen und N-freien Stoffe in der Nahrung 347.
Mitbewegungen bei Akkommodation 757, 765.
Mitesser 427.
Mitose 894.
Mitteldarmdrüse 295.
Mittelhirn 728, 903.
Mittelhirnsystem 639, 643.
Mittelplatten 904.
Mittelscheibe 465.
Mogiphonie 546.
Moleküle 3.
Molekularbewegung 219.
Molekulartheorie 584.
Molischsche Reaktion 11, 20.
Molken 331.
Molkeneiweiß 252, 331.
Moll-Akkord 830.
Momentreiz 564.
Moment, statisches 518.
Monakowsches Bündel 666.
Monatliche Reinigung 885.
Monoaminosäuren 9.
Monochromatische Aberration 762.
Monochromatisches System 785.
Monogonie 873.
Monohybride 896.
Mononucleäre Leukocyten 46.
Monosaccharide 20.
Monotonie 546.
Moores und Hellers Probe 20.
Morbus Addison 434.
— Basedow 356, 431.
Mormyrus 601.
Morphologie 1.
Morula 894.
Motorische Nerven 605.
— Punkte 597.
— Regionen 711.
— — Exstirpation 704.
— Rindencentra 698.
Motorisches Sprachcentrum 719.
Motus peristalticus 227.
Mouches volantes 767.
Mucedin 13.
Mucin der Galle 276.
Mucine 14.
Mucoide 14.
Müllerscher Gang 924.
Müllers, Johannes, Versuch 124.
Münzenklirren 183.
Mulders und Neubauers Probe 20.
Multiplikator 577.
Multirotation 20.
Mundatmung 185.
Mundhöhle 213.
Mundhöhlenpuls 145.
Mundspalte 917.
Murexidprobe 379.
Muscarin 116.
Muscularis mucosae 237, 242.
M. ciliaris 741, 756.
M. dilatator pupillae 742.
Mm. intercostales 179.
M. retractor lentis 811.
M. sphincter pupillae 742.
M. stapedius 824.
M. tensor tympani 823.
Musivisches Sehen 810.
Muskel, Arbeit 502.
Muskelarbeit, Einfluß auf den Blutdruck 150.
— Einfluß auf den Gaswechsel 193.
Muskelatrophie 522, 566.
Muskel, chemische Zusammensetzung 473.
Muskelcontraction, Theorien 507.
Muskel, Eigenrhythmus 498.
— Elastizität 470.
Muskelelemente 465.
Muskel, entnervter 485.
— Ermüdung 508.
— Erregbarkeit 481.
— Extraktivstoffe 475.
Muskelfasern 465.
Muskelfibrillen 465.
Muskel, Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contraction 501.
Muskelgefühl 870.
Muskelgeräusch 507.
Muskelgewebe, Tragfähigkeit 473.
Muskelglykogen 475.
Muskelirritabilität, spezifische 481.

Muskelkörperchen 467.
Muskelkraft, absolute 504, 529.
Muskelkraft, Quelle 480.
Muskel, Lichtbrechung 470.
Muskelmagen 294.
Muskeln 465.
— Absterben 482.
— blasse 468.
— Entwicklung 468.
— Gase 475.
— der Gehörknöchelchen 823.
— glatte 468, 493.
— Hebelwirkung 519.
— Neugeborener 493.
— Nervenendigung 467.
— quergestreifte 465.
— rote und weiße 467, 492.
— unwillkürliche 468.
— vielgelenkige 520.
— weiße 467.
— willkürliche 465.
— zweigelenkige 520.
Muskel, osmotisches Verhalten 470.
Muskelplasma 473.
Muskelplatte 907.
Muskelreize 482.
Muskelsinn, Centrum 732.
Muskel, Spektrum 486.
Muskelstarre 476.
Muskel, Stoffwechsel 478.
Muskelstrom 582.
Muskelstroma 474.
Muskelsubstanz, Aggregatzustand 469.
— Konsistenz 469.
Muskeltätigkeit, anaërobe 481.
Muskelton 507.
Muskeltonus 653.
Muskel, Tragfähigkeit 473.
— Verkürzung 485.
— Wärmebildung 505.
Mutterkuchen 910.
Mydriasis 610.
Mydriatica 766.
Myelencephalon 903.
Myelinfiguren 19.
Myelinformen 554.
Myelinsubstanzen 557.
Myelogenetische Methode 661, 721.
Myoalbumose 474.
Myoblast 468.
Myogen 12, 474.
Myogene Ursache der Herzbewegung 118.
Myogenfibrin 474.
Myoglobulin 474.
Myographie 489.
Myohämatin 475.
Myokardium 91.
Myopie 759.
Myoproteid 474.
Myosin 13, 474.
Myosinfibrin 474.
Myosinogen 474.
Myosis 610.
Myostromine 474.
Myotom 905, 907.
Myotonometrie 473.
Myxödem 356, 430.

Nabelbläschen 906.
Nabelblasendarmgang 906.
Nabelstrang 912.
Nabelstranggeräusch 161.
Nachbilder 789.
— Abklingen 790.
— akustische 840.
Nachempfindungen 740.
Nachgeburt 930.
Nachgeschmack 851.
Nachhall 840.
Nachhirn 903.
Nachlaufendes Bild 790.
Nachschlag, dikroter 138.
Nachschwingungen, elastische 491.
Nachströme 591.
Nachtblindheit 789.
Nachtwandler 694.
Nachweis des Harnstoffes 374.
Nachwirkung, elastische 471.
Nackenkrümmung 904.
Nadelpaar, astatisches 577.
Nägel 419.
Nährklistiere 311.
Nährstoffe, plastische 361.
— respiratorische 361.
Nähte 517.
Näseln 543.
Nahepunkt 759.
Nahrung, purinfreie 378.
Nahrungsaufnahme, Einfluß auf den Gaswechsel 193.
Nahrungsbedürfnis 351.
Nahrungsdotter 883.
Nahrungsmittel, Ausnutzung 340.
Nahrungsstoffe, Isodynamie 346.
— Nutzwert 440.
— Verbrennungswärme 440.
Narbe 358.
Narkose des Nerven 568.
Nasale Klangfarbe der Vokale 543.
Nase, Feinheit 848.
Nasenatmung 185.
Nasenhöhlenpuls 145.
Nasenlaute 544.
Natrium im Harn 391.
Natürliche Zuchtwahl 931.
— Züchtung 931.
Nebennieren 431.
Nebenscheibe 466.
Nebenschilddrüse 430.
Nebenschließung 576.
Negative Stromesschwankung 585.
Negativitätswelle 586, 588.
Neigungsstrom 583.
Neon 189.
Nepenthes 295.
Nephritis 392.
Nephrotomie 404, 410.
Nerven, Blockierung 565.
— centrifugalleitende 605.
— centripetalleitende 606.
Nervendegeneration 566.
Nerven, depressorische 684.
Nervenendorgane, Latenz 490.
Nervenendplatte 467.
Nerven, Ermüdung 565.
— Erregbarkeit und Leitungsvermögen 559, 565.
— Erstickung 559.
— excitomotorische 606.
Nervenfasern 552.
— doppeltkonturierte 554.
— markhaltige 553.
— marklose 552.
— postganglionäre 639.
— präganglionäre 639.
— variköse 553.
Nervengewebe 467.
Nerven, intercentrale 606.
— Kompression 563.
— Leitungsvermögen 569.
— motorische 605.
Nervennaht 566.
Nerven, Narkose 568.
— osmotisches Verhalten 560.
— Parabiose 568.
— periphere 605.
Nervenphysiologie 550.
Nerven, pilomotorische 641, 642.
— pressorische 684.
— reflektorische 606.
— Regeneration 566.
Nervenreize 559.
Nerven, sekretorische 364, 605.
— sensible 606.
— Starre 558.
— Stoffwechsel 559.
Nervenstrom 583.
Nervensystem, Aufbau 554.
— autonomes 638.
— centrales 648.
— sympathisches 638.
Nerven, trophische 605.
— Unermüdbarkeit 565.
Nervenzellen 550.
N. abducens 620.
N. accelerans cordis 122, 681.
N. accessorius 632.
N. acustius 623.
N. acustieus, Endigungen 827.
N. alveolaris 614, 617.
N. auriculo-temporalis 617.
N. buccinatorius 617.

N. canalis pterygoidei 616.
N. cochleae 623.
N. depressor 630.
N. erigens 643, 889.
N. facialis 620.
N. frontalis 612.
N. glossopharyngeus 625.
N. hypogastric. 642.
N. hypoglossus 633.
N. infraorbitalis 616.
N. intermedius 620.
N. lacrimalis 611.
N. laryngeus 627.
N. lingualis 617.
N. mandibularis 617.
N. masticatorius 617.
N. maxillaris 614.
N. nasociliaris 612.
N. oculomotorius 609.
N. olfactorius 607.
N. ophthalmicus 611.
N. opticus 607.
N. pelvicus 643.
N. petrosus superficialis major 616, 621.
N. petrosus superficialis minor 618.
N. splanchnicus 642, 688.
N. sympathicus 640.
N. trigeminus 610.
N. trochlearis 610.
N. vagus 121, 626.
N. vestibuli 624.
N. vidianus 616.
N. zygomaticus 614.
Nesselzellen 428.
Netze der Neurofibrillen 555.
Netzhaut 742.
Netzhautbild 753.
Netzhaut, corticale 716.
— Peripherie 787.
Netzhautpunkte, disparate 800.
— identische 800.
— korrespondierende 800.
— zugeordnete 800.
Netzhautreizung, intermittierende 791.
Netzmagen 293.
Neugeborener, Magensaft 252.
— Muskeln 493.
— Pankreas 261.
— psychisches Sehen 717.
— Speicheldrüsen 222.
— Temperatur 446.
— Wärmeregulierung 453.
Neuralgie 867.
— des Trigeminus 619.
Neurilemma 552, 554.
Neurit 550.
Neuroblasten 554.
Neurofibrillen 555.
Neurogene Ursache der Herzbewegung 117.
Neurokeratin 15.
Neuronentheorie 554.
Neuropil 555, 556.
Neuroplasma 553.
Neutraler Schwefel 391.
Neutrophile Leukocyten 46.
Nickbewegung 523.
Nickhaut 811.
Nicotin 639.
Niere 365.
— Innervation 408.
Nierenbecken 410.
Nierenblastem 924.
Nierenblutungen 394.
Nierendiabetes 273.
Nierenexstirpation 410.
Nierengang 924.
Niere, überlebende 407.
Niesen 185, 616, 677.
— Centrum 670.
Nilhecht 601.
Nissl-Körper 550.
Nitrocellulose 23.
Nomotope Ursprungsreize für die Herzbewegung 119.
Nonnengeräusch 161.
Normalreiz 482, 560.
Normalstellung 523.
Nuclease 17, 377.
Nucleinbasen 14, 25, 379.
Nucleine 14.
Nucleinsäure 14.
Nucleinsäurezersetzende Fermente 17.
Nucleinstoffwechsel 378.
Nucleoalbumin der Galle 15, 276.
Nucleoalbumine 14.
Nucleohiston 13.
Nucleon 475.
Nucleoproteide 14.
Nucl. alae cinereae 625, 626.
— ambiguus 625, 626.
— caudatus 725.
— lentiformis 725.
— olivaris superior 624.
— salivatorius 620, 625.
— tractus solitarii 625, 626.
— trapezoideus 624.
Nullpunkt, physiologischer 863.
Nutzeffekt 502.
Nutzwert der Nahrungsstoffe 440.
— des Fleisches 441.
Nystagmus 610, 730, 843.

Oberes Halsganglion 640.
Oberton 832.
Objektive Gehörswahrnehmung 839.
Obst 338.
Obstipation 292.
Odontoblasten 224.
Ödem 321.
Öffnungsdauerkontraktion 596.
Öffnungsinduktionsstrom 581.
Öffnungstetanus 594, 596.
Öffnungszuckung, Ursache 596.
Ölsäure 18.
Oenanthäther 340.
Oesophagus 228.
Ohm 575.
Ohmsches Gesetz 575.
Ohrensausen 840.
Ohrenschmalz 423.
Ohrenschmalzdrüsen 422.
Ohr, Feinheit 831.
Ohrmuschel 818, 840.
Ohr, Zeitsinn 831.
Oktadecylalkohol 423.
Oktave 830.
Olein 18.
Olfactie 848.
Olfaktometer 848.
Oligaemie 88.
Olive 730.
Omasus 293.
Omnivoren 344.
Omkograph 144.
Ontogenie 2, 932.
Onychographie 145.
Oolemma 879.
Opalisin 331.
Ophthalmomanometer 746.
Ophthalmometer 752.
Ophthalmotonometer 746.
Ophthalmotrop 798.
Opisthotonus 651.
Opsonine 48.
Opticuscentren, primäre 607.
Opticusreiz, mechanischer 769.
Optische Achse 774.
— Gleichung 780.
— Kardinalpunkte 747.
— Kardinalpunkte des Auges 752.
Optisches Erinnerungsfeld 715, 717.
— Wahrnehmungsfeld 715.
Optogramm 786.
Optometer 760.
Orientierung im Raume 797.
Ornithin 10.
Ornithursäure 382.
Ort der Befruchtung 893.
Orthokresol 287, 383.
Orthorheonom 564.
Ortssinn 867.
Oscillatorische Messung des Blutdruckes 148.
Osmose 303.
Osmotischer Druck 35.
Osmotisches Verhalten des Muskels 470.
— des Nerven 560.

Osmotisches Verhalten der roten Blutkörperchen 37.
Ossale Leitung 817.
Osteoklasten 48.
Osteomalacie 522.
Otholithen 827, 844.
Otostroboskop 819.
Ovalbumin 12.
Ovarialschläuche 880.
Ovarium, interstitielles Gewebe 885.
Ovipare Tiere 875.
Ovisten 933.
Ovocyten 882.
Ovogonien 880, 882.
Ovomucoid 333.
Ovulation 885.
Oxalatplasma 65.
Oxalsäure 24, 387.
Oxalurie 388.
Oxalursäure 388.
Oxyakoia 623.
β-Oxybuttersäure 24, 388.
Oxychinolincarbonsäure 385.
Oxydasen 17, 85, 201.
Oxydation 7.
Oxygenasen 17.
Oxy-Hämoglobin 57.
Oxyphenyläthylamin 258.
p-Oxyphenyl-α-aminopropionsäure 10.
Oxyphile Leukocyten 45.
Oxy-Prolin 10.
Oxypropionsäure 24.
Oxyproteinsäure 385.
Oxypurine 25.
Oxy-α-Pyrolidincarbonsäure 10.
Oxysäuren, aromatische 288, 384.
Ozon im Blute 85.

Pacchionische Granulationen 733.
Pacinische Flüssigkeit 35.
— Körperchen 853.
Pädogenese 875.
Palmitin 18.
Palmitinsäure 18.
Pankreas 254.
— Asellii 322.
Pankreasdiabetes 273.
Pankreasdiastase 257.
Pankreasexstirpation 261, 271.
Pankreasfistel 256.
Pankreas, innere Sekretion 271.
— Innervation 255.
— der Neugeborenen 261.
Pankreasptyalin 257.
Pankreassaft 256.
Pansen 293.
Panspermie 873.
Pansphygmograph 136.
Papayotin 295.
Papilla foliata 853.
Papillarmuskeln 92.
Papillen 418.
Parabiose des Nerven 568.
Paracasein 252, 331.
Paradoxe Kälteempfindung 862.
— Pupillenerweiterung 641.
— Widerstandsempfindung 870.
— Zuckung 591.
Paraganglien 431.
Paraglobulin 72.
Parakresol 287, 383.
Paralgie 867.
Paralytische Darmsekretion 285.
— Pankreassekretion 255.
— Speichelsekretion 217.
Paramilchsäure 24, 334, 475.
Paramyosinogen 474.
Paranuclein 253.
Paranucleinsäure 253.
Paranucleoproteide 14.
Paraoxyphenylessigsäure 288, 384.
Paraoxyphenylpropionsäure 288, 384.
Paraphasie 720.
Parasympathische Systeme 639, 643.
Paraxanthin 379.
Parenchymatöse Injektion 311.
Parenterale Eiweißzufuhr 306.
Paridrosis 426.
Parietal-Auge 811.
Parotis 218.
Parthenogenese 874.
— künstliche 894.
Partiale Furchung 898.
Partiardruck 80.
Partielle Farbenblindheit 784.
Partieller Reflex 650.
Passavantscher Wulst 227.
Paßgang 529.
Passive Insufficienz 520.
Passives Bein 525.
Patellarreflex 651.
Paukenhöhle 825.
Pause, kompensatorische 114.
Pecten 811.
Pectin 338.
Pectoralfremitus 184.
Pedunculi cerebri 728.
Pemmikan 335.
Pendelbewegung des Beines 526.
Pendelbewegungen des Darms 233.
Pentamethylendiamin 288, 385.
Pentosane 22, 24.
Pentosen 22.
Pentosurie 397.
Pepsin 17, 245.
Pepsinogene Substanz 247.
Pepsinwirkung, quantitative Bestimmung 251.
Peptide 11.
Peptone 13, 250.
Peptozym 67.
Perifibrillärsubstanz 553.
Perikardiale Reibungsgeräusche 112.
Perilymphe 826.
Perimetrie 775.
Perimysium 465.
Periode 885.
— refraktäre 113.
Periodisches Atmen 678.
Periovarialraum 893.
Periphere Nerven 605.
— Vasomotorencentra 685.
Peripheriewerte 788.
Peristaltische Bewegungen 227, 233.
Perivaseuläre Räume 313.
Perivitelliner Raum 880.
Perkussion 181.
Perkussionsschall, gedämpfter 181.
— leerer 181.
— metallisch klingender 183.
— tympanitischer 183.
— voller 181.
Permanente Härte 326.
Permeabilität der roten Blutkörperchen 38.
Perniciöse Anämie 50.
Peroxydasen 17.
Perspiratio insensibilis 423.
Perspiration 200.
Perspiratio sensibilis 423.
Pes calcaneus 522.
— equinus 522.
— valgus 522.
— varus 522.
Pettenkofersche Gallensäureprobe 275.
Pfeilgift 485.
Pferdekraft 505.
Pflanzenalbumine 13.
Pflanzen, fleischfressende 295.
Pflanzenglobuline 13.
Pflanzenmyosine 13.
Pflanzenphysiologie 1.
Pflanzen, Verdauungserscheinungen 295.
Pfortader-Kreislauf 90.
Phänakistoskop 789.
Phagocyten 48.
Pharyngealmembran 906.
Phasenverschiebung 833.
Phenol 287, 383.
Phenolglykuronsäure 384.
Phenolschwefelsäure 383.
Phenylalanin 10.

Phenyl- α- aminopropionsäure 10.
Phenylglykosazon 21.
Phenylhydrazinprobe 21.
Phlebin 54.
Phlebogramm 142.
Phloridzin-Diabetes 273.
Phonationscentrum 671.
Phonautograph 836.
Phonische Lähmungen 546.
Phonograph 835.
Phonophotographie 836.
Phosphatide 19.
Phosphorfleischsäure 475.
Phosphorproteide 15.
Phosphorsäure im Harn 390.
Phosphorvergiftung 71.
Photohämotachometer 156.
Photopsien 609.
Phrenologie 72, 698.
Phrenograph 174.
Phylloporphyrin 62.
Phylogenie 2, 932.
Physikalischer Elektrotonus 590.
Physikalische Wärmeregulierung 194, 451.
Physiologie 1.
— der Verdauung 213.
Physiologische Albuminurie 392.
— Eigenschaften des Herzmuskels 113.
— Kochsalzlösung 37.
— Pupillenweite 764.
Physiologischer Elektrotonus 590.
— Nullpunkt 863.
Physiologisches Rheoskop 584.
Physostigmin 485, 766.
Phytalbumosen 42.
Pia mater 732.
Piëzometer 127.
Pigment der Haut 419.
Pigmentepithel 742.
Pigment, Wanderung 786.
Pilocarpin 219.
Pilomotorische Fasern 641, 642.
Pinguicula 295.
Piqûre 270.
Placenta 910.
— lactis 331.
Placentargeräusch 161.
Placentarkreislauf 913.
Plaeenta sanguinis 66.
Plasma 65, 71.
Plasmolyse 37.
Plastein 251.
Plastische Nährstoffe 361.
Plateau 102, 509.
Plattensohle 467.
Plattfuß 522.
Plessimeter 181.
Plethora 87.
Plethysmographie 143.
Plexus cardiacus 120.
— coeliacus 632, 642.
— gastricus 631.
— hypogastricus 643.
— myentericus 237.
— oesophageus 631.
— pharyngeus 627.
— renalis 408.
— solaris 642.
— submucosus 237.
Pneumatisches Kabinett 208.
Pneumatogramm 174.
Pneumograph 174.
Pneumometer 172.
Pneumoplethysmograph 174.
Pneumothorax 170.
Pökeln 335.
Poikilocyten 50.
Poikilotherme Tiere 194, 442.
Poiseuillescher Raum 160.
Pol, animaler 883.
Polare Erregung, Gesetz 594.
— Reizmethode 597.
Polares Versagen 596.
Polarisation 21, 579.
— innere 579, 591.
Polarisationsapparat 22.
Polarisationsbüschel 769.
Polarisations-Nachströme 591.
Polaristrobometer 22.
Poliomyelitis anterior acuta 668.
Polkörperehen 895.
Polspannung 574.
Pol, vegetativer 883.
Polzellen 891.
Polycythaemia rubra 50.
Polyhybride 896.
Polynucleäre Leukocyten 46.
Polypeptide 11, 258.
Polysaecharide 23.
Polyspermie 892.
Polyurie 368.
Ponderable Materie 2.
Pons 728.
Porenkanäle 880, 892.
Postganglionäre Fasern 639.
Postgeneration 898.
Posthypnotische Suggestionen 697.
Postmortaler Glykogenschwund 476.
Postmortale Säurebildung 476.
— Temperatursteigerung 459.
Potentielle Energie 5.
— Ionen 29.
Pouilletsche Methode der Zeitmessung 570.
Präcipitine 73.
Präexistenztheorie 585.
Präganglionäre Fasern 639.
Prämortale Inspiration 676.
Prämortale Stickstoffsteigerung 349.
Prävertebrale Ganglien 640.
Presbyopie 760.
Pressorische Nerven 684.
Preßstrahl 161.
Primäre Albumosen 250.
— Augenblase 904.
— Opticuscentren 607.
Primärfurchen des Hundegehirns 700.
Primärstellung der Augen 795.
Primitive Aorten 906.
Primitivfibrillen 552.
Primitivstreifen 900.
Primordialcranium 916.
Primordiale Knochen 916.
Primordialgebiete 721.
Processus falciformis 811.
— reticularis 667.
Prochorion 900.
Profermente 16.
Progressivbewegung 842.
Projektionscentren 721.
Projektionsfasern 721.
Prolin 10.
Pronephros 923.
Pronucleus, männlicher 893.
— weiblicher 891.
Propepsin 247.
Propepton 250.
Propeptonurie 393.
Prosekretin 255.
Prosencephalon 903.
Prostata 879.
Prostatasaft 876.
Prosthetische Gruppe 14.
Protagon 19, 557.
Protalbumose 250.
Protamine 13.
Protanomale 784.
Protanopen 784.
Proteide 13.
Proteine 12.
— vegetabilische 13.
Proteinstoffe 9.
Prothrombin 69.
Protisten 1.
Protoplasma 880.
Protoplasmabewegung 512.
Protoplasmafortsätze 550.
Proventriculus 294.
Psalterium 293.
Pseudoantagonisten 521.
Pseudoglobulin 72.
Pseudo-Hermaphroditismus 926.
Pseudohypertrophie der Muskeln 522.
Pseudoisochromatische Tafeln 785.
Pseudomotorisehe Wirkung 622.
Pseudopodien 512.

Pseudoskop 805.
Psychische Tätigkeiten 693.
— Vorgänge 8
— — Lokalisation 698.
Psychoästhetisches Centrum 718.
Psychoakustisches Centrum 708, 717.
Psychoalgisches Centrum 718.
Psychogeusisches Centrum 708, 718.
Psychomotorische Bahn 723.
Psychomotorische Centra 699.
Psychooptisches Centrum 706, 715.
Psychoosmisches Centrum 708, 717.
Psychophysisches Gesetz von Fechner 739.
Psychosensorielle Centra 705.
Psychrometer 189.
Ptosis 610.
Ptyalin 17, 220.
Ptyalinogene Substanz 222.
Pubertät 883.
Pulpa 225.
Pulmonalgefäße 169.
Pulsationen, epigastrische 145.
Pulsatorische Blutdruckschwankungen 150.
— Erscheinungen 145.
Pulsbewegung 133, 134.
Pulscelerität 140.
Puls, doppelschlägiger 140.
Pulsdruckamplitude 150.
Pulsdruck, diastolischer 148, 150.
Pulsdruckkurve 150.
Pulsdruck, maximaler 148, 150.
Pulsdruckmaximum 150.
Pulsdruck, minimaler 148, 150.
Pulsdruckminimum 150.
Pulsdruck, systolischer 148, 150.
Pluserscheinung, entoptische 145, 768.
Pulsfrequenz 140.
Puls, Größe 140.
— Härte 141.
Pulskurve 138.
Puls der Mundhöhle 145.
— der Nasenhöhle 145.
— Qualitäten 140.
— Rhythmus 141.
— Spannung 141.
— des Trommelfells 145.
Pulsuntersuchung 134.
P. alternans 141.
P. bigeminus 141.
P. deficiens 141.
P. dicrotus 140.
P. intercurrens 141.
P. intermittens 141.
Pulswelle, Fortpflanzungsgeschwindigkeit 141.
Pulswelle, Wellenlänge 142.
Punctum saliens 906.
Punkte, motorische 597.
Pupillarmembran 929.
Pupillarreaktion, consensuelle 765.
Pupillarreflex 763.
Pupille, Erweiterung 764.
Pupillenerweiterung, Centrum 658, 671, 764.
— paradoxe 641.
Pupillenfasern 608, 764.
Pupillenstarre 766.
Pupille, Verengerung 764.
Pupillenverengerung, Centrum 728, 764.
Pupillenweite, physiologische 764.
Purin 25.
Purinbasen 14, 25, 379.
Purindiurese 408.
Purinfreie Nahrung 378.
Purinkörper 25, 374.
Purkinjesche Fäden 92.
Purkinje-Sansonsche Spiegelbildchen 756.
Purkinjesches Phänomen 787.
Purpur 778.
Putrescin 288, 385.
Pyknokardie 140.
Pylorus, Bewegungen 231.
Pylorusdrüsen 241.
Pylorusreflexe 231.
Pylorusteil des Magens 230.
Pyramidenbahnen 663, 699, 711, 723.
Pyramidenkreuzung 663, 723.
Pyramidenseitenstrangbahn 664.
Pyramidenvorderstrangbahn 664.
Pyrimidinbasen, 14, 25.
Pyrimidinkern 25.
Pyrrol 10.
α-Pyrrolidincarbonsäure 10.

Qualitäten des Pulses 140.
Quantitative Bestimmungen des Gesamtstickstoffs 374.
Quantitative Bestimmung des Harnstoffs 374.
Quarrversuch 656.
Quecksilberdruckwage 859.
Quecksilberluftpumpe 81.
Quecksilbermanometer 145.
Quecksilberoxydharnstoff, salpetersaurer 370.
Quelle der Muskelkraft 480.
Quellwasser 326.
Quergestreifte Muskeln 465.
Querscheibe 465.
Querstreifung 465.
Quinte 830.
Quotient, respiratorischer 190, 191, 343.

Rachitis 522.
Raddrehungswinkel der Augen 796.
Radfahren 527.
Radiärfasern 721.
Radiumstrahlen 778.
Räuchern 335.
Räuspern 185.
Randkörper 844.
Randstrahlen 763.
Randzellenkomplexe 215.
Ranviersche Schnürringe 554.
Rasselgeräusche 184.
Raum, Orientierung 797.
— schädlicher 198.
Raumsinn 867.
Rausch 339.
Rayleighs Gleichung 783.
Raynaudsche Krankheit 688.
Reaktion des Blutes 29.
— im Dünndarm 284.
— des Harnes 369.
Reaktionszeit 695.
Receptoren 40.
Rechtshändigkeit 719.
Reduktion 7.
Reduktionsteilung 878, 882, 892, 897.
Reduziertes Auge 753.
— Hämoglobin 58.
Reflektorische Nerven 606.
— Pupillenstarre 766.
Reflex, ausgebreiteter 651.
Reflexbewegung 650.
Reflexbogen 650.
Reflexcentra der Medulla oblongata 670.
— im Rückenmark 658.
Reflexe 650.
— Ausbreitung 654.
— gekreuzte 653.
— Hemmung 656.
— Theorie 657.
Reflexhemmung 650.
Reflexkollateralen 654, 663.
Reflexkrampf 651.
Reflex, partieller 650.
Reflexschmerzen 867.
Reflexsekretion 650.
Reflextonus 654.
Reflexumkehr 655.
Reflexzeit 655.
Refraktäre Periode 113.
Refraktionsanomalien 759.
Refraktometrische Untersuchung 76.
Regel 885.
Regeneration 357.
— autogene, des Nerven 567.
— des Nerven 566.

Regenwasser 326.
Regionen, motorische 711.
— sensorielle 714.
Regio olfactoria 846.
Regulierung der Bewegungen, Centrum 729, 731.
— der Bewegungen nach optischen Merkmalen 727.
— der Wärme 449.
Reibegeräusche 184.
Reibungslaute 544.
Reifung der Eier 882, 891.
Reissnersche Membran 827.
Reitbahnbewegungen 729.
Reizbarkeit des Herzens 113.
Reizbildungscentra 118.
Reizleitung im Herzen 115.
Reize, adäquate 738.
— chemische 483, 560.
Reiz, Einschleichen 563.
Reize, elektrische 485.
— heterologe 738.
— homologe 738.
— inadäquate 738.
— mechanische 484, 562.
— spezifische 738.
— thermische 484, 561.
— untermaximale 491.
— unterschwellige 491.
Reizhaare 858.
Reizmethode, polare 597.
Reizschwelle 491.
Reiz, Schwellenwert 491.
Reizsirene 564.
Reizung, direkte 481.
— indirekte 481.
— tripolare 600.
Relative Feuchtigkeit 189.
Relieffernrohr 805.
Remakscher Haufen 121.
Renaler Diabetes 273.
Renin 434.
Reserveluft 172.
Residualblut 99.
Residualluft 172.
Resistenz der roten Blutkörperchen 42.
Resonanten 544.
Resonanztheorie 836.
Resonatoren 832.
Resorcin 384.
Resorption 300.
— des Alkohols 300, 310.
— der anorganischen Stoffe 304.
— in der Blase 415.
— der Eiweißstoffe 306.
— der Fette 308.
— aus den Geweben 310.
— der Haut 427.
— der Kohlehydrate 304.
— in den Lungen 170.
— im Magen 300.
Resorptionsicterus 280.
Respirationsapparate 187.
Respirations-Calorimeter 442.
Respirationsluft 172.
Respirationstypus 176.
Respiratorische Blutdruckschwankung 151.
— Nährstoffe 361.
Respiratorischer Gaswechsel 192.
— Quotient 190, 191, 343.
Respiratorisches Epithel 168.
Reststickstoff 74.
Rete Malpighii 419.
Reticulum 293.
Retina 742.
Retinomotorische Fasern 608.
Retrograde Degeneration der Nerven 566.
Revolutio cordis 96.
Rezessive Eigenschaften 897.
Reziproke Innervation 705.
Rheochord 576.
Rheoskop, physiologisches 584.
Rheostat 576.
Rhinoskopie 538.
Rhodan-Kalium 220.
Rhodan-Natrium 220.
Rhonchi 184.
Rhythmische Automatie 670.
Rhythmus des Pulses 141.
Richtungskörperchen 882, 891.
Richtungsschwelle 868.
Richtungsstrahlen 747.
Ricin 42.
Riechgrube 929.
Riechsphäre 717.
Riechstoffe 847.
Riechzellen 846.
Riesenblutkörperchen 50.
Riesenpyramidenzellen 711.
Riffzellen 419.
Rigor mortis 476.
Rippenheber 178.
Rindenblindheit 706, 716.
Rindencentra der Sprache 719.
— motorische 698.
— sensorielle 705.
Rindencentrum, thermisches 709.
Rindenepilepsie 704, 714.
Rindentaubheit 708.
Ringersche Lösung 96.
Rinnescher Versuch 818.
Rippenheber 178.
Ritterscher Öffnungstetanus 596.
Ritter-Vallisches Gesetz 569.
Riva-Rocci, Sphygmomanometer 148.
Röntgenstrahlen 778.
— Untersuchung der Darmbewegungen 233.
— Untersuchung der Magenbewegungen 230.
Rohrzucker 23.
Rollbewegung 729.
Rollungen 796.
Rombergsches Phänomen 727.
Rotatio 516.
Rotblinde 784.
Rote Blutkörperchen 31.
— — Entstehung 44.
— — osmotisches Verhalten 37.
— — Untergang 45.
— — Zahl 32.
— Muskeln 467, 492.
Roter Kern der Haube 666.
Rückenfurche 903.
Rückengefäß 163.
Rückenmark 648.
— Erregbarkeit 667.
— Exstirpation 660.
— Leitungsbahnen 661.
— Reflexcentra 658.
Rückenmarkseele 652.
Rückenmarksnerven 634.
Rückenwülste 903.
Rückläufige Sensibilität 622, 634.
Rückstoßelevation 138.
Ruhestrom 582.
— des Auges 589.
Rumen 293.
Rumination 233, 293.

Saccadiertes Atmen 184.
Saccharomyces cerevisiae 336, 340.
— ellipsoideus 340.
Saccharose 17, 23.
Sacculus 826.
Sättigung der Farben 778.
Säurebildung, postmortale 476.
Säurebindungsvermögen 30.
Säurestarre 478.
Säurevergiftung 344, 372.
Saitengalvanometer 578.
Sakrales System 639, 643.
Sakralherzen 320.
Sakralrippen 915.
Salolprobe 231.
Salpetersaurer Harnstoff 370.
— Quecksilberoxydharnstoff 370.
Salzdiurese 408.
Salzhunger 344.
Salzplasma 65.
Salzsäure 244.
— im Harn 389.
Samen 875.
Samenblase 876.
Samenfäden 876.
Samenflüssigkeit 876.
Samenkrystalle 876.
Samenmutterzellen 878.
Samenzellen 878.
Sammellinse 750.

Sammelnde Systeme 747.
Sammelröhre 365.
Saponin-Hämolyse 40.
Sarcolemma 465.
Sarcoplasma 465.
Sargdeckelkrystalle 400.
Sarkin 379.
Satellit 790.
Sattelgelenk 516.
Sauerstoff, Atmen in reinem 203.
— Aufnahme 197.
Sauerstoff-Hämoglobin 57.
— — Dissoziation 83.
— im Blute 83.
Sauerstoffmangel 207.
Sauerstoff-Zehrung 85.
Sauerteig 337.
Saugbewegung 224.
Saugbewegungen, Centrum 671.
Saure Harngärung 369.
Scala tympani 826.
— vestibuli 826.
Schädlicher Luftraum 173, 198.
Schätzung der Entfernung 806.
Schall 816.
Schallbildertheorie 837.
Schalleitung 817.
— cranio-tympanale 817.
— im Labyrinthe 825.
— ossale 817.
Schallrichtung, Wahrnehmung 839.
Schallstärke 831.
Schaltstück 365.
Scharniergelenk 515.
Schatten 35.
— entoptische 767.
— farbige 792.
Schauder 870.
Scheiben, stroboskopische 789.
Scheidewandnerv 121.
Scheinbare Größe 753.
Scheinerscher Versuch 758.
Scheinfütterung 244, 248.
Scheitelkrümmung 904.
Schema des Kreislaufes 134.
Schenkeldrüsen 428.
Schichtung des Mageninhaltes 230.
Schießbaumwolle 23.
Schilddrüse 429.
Schlaf 696.
— Einfluß auf den Gaswechsel 196.
Schlagvolumen des Herzens 99.
Schlangengift 42.
Schlechte Luft 203.
Schleife, laterale 624.
Schleifenkanäle 416.
Schleimbecher 241.
Schleimbildung in den Luftwegen 204.
Schleimdrüsen 214.
Schleim der Galle 276.
Schleimhautstrom 584, 590.
Schleim im Harn 393.
Schleimschicht 419.
Schleimzellen 215.
Schleuderung 504.
Schleuderzuckung 500.
Schließungsdauerkontraktion 596.
Schließungsinduktionsstrom 581.
Schließungstetanus 564.
Schlingakt, Centrum 671.
Schlingbewegung 227.
Schlitteninduktionsapparat 581.
Schluchzen 186.
Schluckatmung 229, 678.
Schluckdauer 229.
Schlundbögen 908.
Schlundgeflecht 626.
Schlundnerven 228, 626.
Schlundring 734.
Schlundschnürer 228.
Schlundspalten 908.
Schmeckbecher 850.
Schmecksphäre 718.
Schmelz 224.
Schmelzorgan 225.
Schmelzprismen 224.
Schmerzempfindlichkeit 866.
Schmerzempfindung 856.
Schmerzen, Irradiation 866.
Schmerzpunkte 865.
Schmerzsinn 865.
Schnarchen 186.
Schnauben 186.
Schnecke 826.
Schnellseher 789.
Schneuzen 186.
Schnüffeln 186, 847.
Schnürringe 554.
Schock 657.
Schokolade 338.
Schrauben-Scharniergelenk 515.
Schreibcentrum 721.
Schritt 529.
Schrittdauer 526.
Schützsches Gesetz 251.
Schultzesches Komma 667.
Schutzorgane des Auges 808.
Schutzstoffe des Blutes 73.
Schwäche des Farbensinns 784.
Schwannsche Scheide 552, 554.
Schwanzdarmhöhle 906.
Schwanzkappe 906.
Schwanzscheide 908.
Schwarzempfindung 780.
Schwebungen 838.
Schwefelblei-Reaktion 11.
Schwefel, neutraler, des Harns 391.
Schwefelsäure im Harn 390.
Schwefelwasserstoff im Harn 391.
Schweiß 423.
Schweißabsonderung 424.
Schweißcentrum 691.
Schweißdrüsen 422.
Schweißnerven 425.
Schweißsekretion, Centrum 660.
Schwelle 739.
— absolute 787.
— spezifische 787.
Schwellenwert 739.
— des Druckes 858.
— der Lichtempfindung 776, 786.
— des Reizes 491.
Schwerkraft 4.
Schwerpunkt des Körpers 524.
Schwimmblase 530.
Schwimmen 529.
Schwindel 842, 870.
— elektrischer 843.
Schwingbein 525.
Schwitzen, einseitiges 426.
Sclera 741.
Seborrhoea 427.
Sedimente im Harn 397.
Sedimentum lateritium 376, 398.
Seelenblindheit 706, 717.
Seelentaubheit 708, 717.
Sehachse 774, 794.
Sehachsen, Konvergenz 806.
Sehcentrum 715.
Sehen, binoculäres 799.
— direktes 774.
— indirektes 774.
— körperliches 802.
— musivisches 810.
— trichromatisches 781.
Sehfasern 608.
Sehfelder, Wettstreit 805.
Sehgelb 786.
Sehnenreflexe 650.
Sehproben 760.
Sehpurpur 786.
Sehschärfe 760, 775.
Sehsphäre 706, 715.
Sehstrahlen, Kreuzungspunkt der 753.
Sehstrahlung, Gratioletsche 608.
Sehsubstanz 782.
Sehweiß 786.
Sehwinkel 753.
Seidenleim 15.
Seifen 18, 260, 281.
Seitenkettentheorie 40.

Seitennerv 645.
Seitenplatten 904.
Seitenstrang 648.
Seitenwendungswinkel des Blickes 796.
Sekrete 364
Sekretin 255.
Sekretion 364.
— innere 364, 429.
Sekretionsstrom 589.
Sekretorische Nerven 364, 605.
Sekundäre Anämien 50.
— Degeneration 566, 661.
— Geschlechtscharaktere 884.
— Sinnesempfindungen 840.
Sekundärer Tetanus 587.
Sekundäre Zuckung 587.
— Zuckung vom Nerven aus 591.
Sekundärstellung der Augen 796.
Selbststeuerung der Atmung 677.
— des Herzens 94.
Selbstverdauung des Magens 253.
Selection 931.
Selectionstheorie 932.
Semidecussatio 608.
Semilunarklappen 99.
Semipermeable Membranen 35.
Sensibilität, rückläufige 622, 634.
Sensible Ganglien 551.
— Leitung 724.
— Nerven 606.
— — Endigungen 853.
Sensitive Epilepsie 718.
Sensomobilität 636.
Sensorielle Regionen 714.
Sensorielle Rindencentra 705.
Sensorische Kleinhirnbahn 611, 730.
Sensorisches Sprachcentrum 719.
Sericin 15.
Serin 10.
Seröse Drüsen 214.
— Ergüsse 321.
— Höhlen 313.
— Hülle 908, 911.
Serum 65, 68, 71.
Serumalbumin 12, 72.
Serumcasein 72.
Serumglobulin 12, 72.
Serum lactis 331.
Seufzen 186.
Simultaner Kontrast 791.
Simultanschwelle 868.
Sinkende Energie 491.
Sinnescentra 705, 714.
Sinnesempfindungen, sekundäre 840.
Sinnesnerven 606.
Sinnesorgane, Bildung 928.
Sinnespunkte der Haut 856.
Sinneswerkzeuge 738.
Sinnliche Wahrnehmungen 738.
Sinusknoten, Keith-Flackscher 93.
Sirene 829.
Sitzen 524.
Skatol 287.
Skatoxylschwefelsaures Kalium 383.
Skeletogenes Gewebe 905.
Sklerose der Coronararterien 95.
Sklerotom 905, 907.
Skoliosis 522.
Smegma praeputii 423.
Solanin 337.
Sonnentau 295.
Sorbit 20.
Spaltpilze 285.
Spaltprodukte des Eiweiß 9.
Spaltung 7.
Spanikardie 140.
Spannkraft 5.
— chemische 6.
Spannung des Pulses 141.
— der Stimmbänder 535.
Spannungsreihe 574.
Spannungszuckung 489.
Spasmus glottidis 632.
Spasmus nietitans 623.
Spastische Spinalparalyse 668.
Speckhaut 66.
Spectrum mucolacrimale 767.
Speichel 219.
Speichelabsonderung, paralytische 217.
Speicheldrüsen 214.
— Innervation 216.
— der Neugeborenen 222.
Speichelfistel 219.
Speichelfluß 219.
Speichelkörperchen 219.
Speichelsekretion, Zentrum 671.
Speichelsteine 220.
Speichel, Wirkungen 220.
Speisebrei 249.
Speiseröhre 228.
Spektralapparat 56.
Spektrophotographie 58.
Spektrum 777.
— Helligkeit im 788.
— des Muskels 486.
Spermakern 893.
Spermatiden 878.
Spermatocyten 878.
Spermatogenese 878.
Spermatogonien 878.
Spermatosomen 876.
Spermatozoen 876.
Spermatozoen, Dimorphismus 926.
— Kontaktreizbarkeit 892.
Spermien 876.
Spermin 876.
Spezifisches Drehungsvermögen 21.
Spezifische Energie 605.
Spezifisches Gewicht des Blutes 28.
— — des Harns 368.
Spezifische Muskelirritabilität 481.
— Reize 738.
— Schwelle 787.
— Sinnesenergien, Gesetz 739.
— Wärme 439.
Sphärische Aberration 762.
Sphincter ani 235.
Sphincteren 518.
Sphincter pupillae 764.
— vesicae 413.
Sphygmogramm 138.
Sphygmograph 135.
Sphygmographie 135.
Sphygmokygraph 142.
Sphygmomanometer von Riva-Rocci 148.
Spiegelbildchen, Purkinje-Sansonsche 756.
Spina bifida 907.
Spinale Atemcentra 673.
— Kinderlähmung 668.
— Vasomotorencentra 685.
Spinalganglien 551, 634.
Spinalnerven 634.
— Wurzeln 661.
Spinalparalyse, spastische 668.
Spiralen, Curschmannsche 206.
Spiralgelenk 516.
Spiralklappe 294.
Spirantes 544.
Spirometer 173.
Spitzfuß 522.
Spongin 15.
Sporen 874.
Sporozoen 50, 874.
Sprachcentrum, akustisches 719.
— motorisches 719.
— sensorisches 719.
Sprache 541.
— Rindencentra 719.
Sprachmaschine 548.
Sprachverständnis, Centrum 719.
Sprachzeichner 836.
Springen 528.
Sproßpilze 340.
Sputum 204.
Stabkranzfasern 721, 722.
Stäbchen 772, 743.

Stärke 23, 220.
— der Säuren und Basen 29.
— des Klanges 829.
Stärkekleister 23.
Stammesgeschichte 932.
Stanniusscher Versuch 118.
Starre 476.
— Lösung, 476, 478.
Statischer Sinn 841.
Statisches Moment 518.
Statoconien 844.
Statocysten 844.
Statolithen 844.
Staubinfiltration d. Lung. 185.
Stauungsödem 317.
Steapsin 17, 246, 253, 260.
Stearin 18.
Stearinsäure 18.
Stehen 522.
Steigarbeit 527.
Steigbügel 821.
Steigende Energie 491.
Stenosengeräusche 161.
Stensonscher Versueh 477.
Stereoskope 804.
Stereoskopie 802.
Stethograph 174.
Stickoxyd-Hämoglobin 60.
Stickstoff-Ausseheidung, Verlauf 372.
Stickstoffbestimmung nach Kjeldahl 374.
Stiekstoffdefizit 342.
Stickstoffgleiehgewicht 342.
Stickstoff im Blute 86.
Stickstoffsteigerung, prämortale 349.
Stilling-Clarkesche Säule 648.
Stimmbänder 532, 534.
— Spannung 535.
Stimme 532.
Stimmlagen 540.
Stimmritze 535.
Stimmton 540.
Stimmung des Auges 785.
Stirnhirn 722.
Stöße 838.
Störungen d. Farbensinns 783.
Stoffwechsel 7, 325, 341.
— Beschleunigung 356.
— Erhöhung 356.
— im Fieber 458.
— Gleichgewicht 341.
— Herabsetzung 356.
— im Muskel 478.
— der Nerven 559.
— im Nervengewebe 558.
Stoffwechselkrankheiten 356.
Stoffweehselprodukte, intermediäre des Eiweiß 384.
Stoffweehseluntersuchung 341.
Stoffwechsel, Verlangsamung 356.
Stokessches Reagens 57.
Stomata 130.
Strabismus 610, 730.
Strahlen, ultrarote und ultraviolette 777.
Strahlung der Wärme 451.
Strangzellen 648.
Stratum lucidum 419.
Steckkrämpfe 651.
Striae acusticae 624.
Stroboskopische Scheiben 789.
Strömungsarbeit 100.
Stroma 31.
— d. roten Blutkörperchen 63.
Strombewegung 126.
— des Blutes 132.
Stromdauer, Einfluß auf Erregung 564.
Stromdichtigkeit 574.
Stromesschwankung, negative 585.
Strom, galvanischer 574.
Strompuls 133.
Stromrichtung, Einfluß auf die Erregung 564.
Stromstärke 574.
Stromuhr 154.
Strychnin 651.
Stützbein 525.
Stützzellen, Sertolische 878.
Stuhldrang 234.
Subacidität 292.
Subarachnoidealraum 732.
Subclaviculargeräusch 161.
Subcutane Ernährung 311.
— Injektion 311.
Subduralraum 732.
Subjektive Empfindungen 740.
— Gehörsempfindungen 840.
— Gesichtserscheinungen 769.
Sublingualis 215.
Submaxillaris 215.
Substanz, anisotrope 465.
— doppelbreehende 465.
— isotrope 465.
Substituierte Harnstoffe 373.
Successivschwelle 868.
Suffokation 675.
Suggestibilität 696.
Suggestionen, posthypnotische 697.
Sukkussionsgeräusch 184.
Sukzessiver Kontrast 793.
Sulfatschwefelsäure 390.
Sulphhämoglobin 60.
Summation d. Zuekungen 494.
Summationstöne 839.
Sumpfgas i. d. Ausatmung 190.
Superacidität 292.
Superföcundation 893.
Superfötation 893.
Superposition der Zuckungen 495.
Supersekretion 292.
Suprachorioidea 741.
Suprarenin 431.
Surditas verbalis 717.
Suspensionsmethode 113.
Suturae 517.
Symmetrische Gangrän 688.
Sympathicus 638.
Sympathische Ganglien 551.
Sympathisches Nervensystem 638.
Symphysen 517.
Synchondrosen 517.
Syndesmosen 517.
Synergeten 521.
Synovia 515.
Synthesen 7, 382.
Syntonine 13, 249.
Syringomyelie 668.
Systeme, dichromatische 784.
— sammelnde 747.
System, monochromatisches 785.
— trichromatisches 783.
Systole 96.
— kompensatorische 114.
Systolendauer 109.
Systolischer Pulsdruck 148, 150.
Systolische Wellen 103.

Tabes dorsalis 668.
Tachogramm 157.
Tachykardie 140.
Tafeln, pseudoisochromatische 785.
Tagesmittel der Temperatur 447.
Tagessehen 787.
Talbotsches Gesetz 791.
Talgdrüsen 422.
Tapetenphänomen 807.
Tapetum 770.
— cellulosum 741.
— fibrosum 741.
Tastkörperchen 853.
Tast-Menisci 855.
Tastscheibe 855.
Tastsinn 857.
Taubstumme 843.
Taurin 25, 274.
Tauroeholeinsäure 274.
Tauroeholsäure 274.
Tawarascher Atrioventrikularknoten 92.
Tee 338.
Teichmannsche Häminkrystalle 61.
Teig 336.
Teilung 873.
— des galvanischen Stromes 576.
Tein 338.
Telae chorioideae 733.
Telencephalon 927.
Telestereoskop 804.
Telodendrien 550.
Telolecithale Eier 883.

Telophragma 466.
Temperatur des Blutes 443.
— der Einzelorgane 444.
— des Harnes 443.
— der Haut 443.
— des Herzens 443.
— der Körperhöhlen 443.
— Einfluß auf den Gaswechsel 194.
Temperaturkurve 448.
Temperaturmessung 437.
Temperatur der Neugeborenen 446.
Temperaturreize, Unterschiedsschwelle 864.
Temperatursinn 861.
Temperatursteigerung, postmortale 459.
Temperatur, Tagesmittel 447.
— Topographie 443.
Tensor chorioideae 741.
Terminalgebiete 721.
Tertiärstellung der Augen 796.
Terz 830.
Testikel, interstitielle Drüse 885.
Tetanie 430.
Tetanomotor 563.
Tetanus 496, 651.
— sekundärer 587.
Tetramethylendiamin 288, 385.
Thalamus opticus 726.
Thaumatrop 789.
Theobromin 25, 338, 379.
Theorien der Farbenwahrnehmung 781.
— der Gehörswahrnehmung 836.
— der Harnabsonderung 405.
— d. Muskelcontraction 507.
— der Muskel- und Nervenströme 584.
— des Raumsinnes 869.
— der Reflexe 657.
Thermische Reize 484, 561.
Thermisches Centrum 714.
— Rindencentrum 709.
Thermodynamische Maschine 507.
Thermo-elektrische Elemente 438.
Thermoelektrische Messung 437.
Thermometer 437.
Thermometrie 437.
Thioschwefelsäure im Harn 391.
Thomsensche Krankheit 494.
Thorax, Ausdehnungsgröße 181.
— Maßverhältnisse 181.
Thrombase 68.
Thrombin 17, 68.
Thrombocyten 48.
Thrombogen 69.
Thrombokinase 69.
Thymin 14, 25.
Thymus 434.
Thyreoglobulin 13, 430.
Thyreoidea 429.
Thyreojodin 430.
Tiefendimension, Wahrnehmung 799.
Tiere, Eier 883.
— Eihäute 914.
— Hypnotismus 697.
— Intelligenz 695.
Tierische Wärme 436.
Tierphysiologie 1.
Tierreich, Einheit 931.
— Entwicklung 931.
Tierstöcke 874.
Tigroidkörper 550.
Timbre des Klanges 829.
Titrationsalkalescenz 30.
Töne in den Gefäßen 161.
Tokogonie 873.
Ton 832.
Tonhöhe 540, 829.
Tonleiter 829.
Tonograph 146.
Tonometer 148.
Tonsillen 213.
Tonstärke 831.
Tonus 670.
Topographie der Großhirn-Oberfläche 711.
Torpedo 601.
Torsionselastizität 472.
Torticollis paralyticus 633.
Totale Farbenblindheit 785, 789.
— Furchung 897.
Totenstarre 476.
Toxine 40.
Toxophore Gruppe 40.
Trab 529.
Tracheen 209.
Tractus olfactorius 607.
— opticus 607.
— solitarius 625, 626.
— spinalis N. trigemini 610.
Trägheit 4.
Tränen 809.
Tränenabsonderung, Centrum 727.
Tränenapparate 808.
Träume 696.
Tragfähigkeit des Muskelgewebes 473.
Transfert 861.
Transfusion des Blutes 162.
— depletorische 162.
— von Kochsalzlösung 163.
Transplantation 358.
— autoplastische 359.
— heteroplastische 359.
— homöoplastische 359.
Transsudat 321.
Traube-Heringsche Blutdruckschwankungen 151.
Traubenzucker 20.
— des Harns 389.
Treibkrafthöhe 126.
Trennungsebene, horizontale des Auges 795.
Trennungslinien 800.
Trennungsebene, vertikale des Auges 795.
Treppe 115, 492, 509.
Trichina spiralis 336.
Trichromatische, anomale Systeme 783.
Trichromatisches Sehen 781.
— System 783.
Trigeminus, Neuralgie 619.
Trigeminuswurzel 610.
Trimethylxanthin 338.
Trinkwasser 325.
Tripelphosphat 400.
Tripolare Reizung 600.
Trismus 619.
Tritanopen 784.
Trockenkot 289.
Trommelfell 818.
Trommelfellpuls 145.
Trommel, Mareysche 136.
Trommersche Probe 20.
Trophische Nerven 605.
Trypsin 17, 257.
Trypsinogen 259.
Tryptophan 10.
Tuba auditiva (Eustachii) 824.
Tuberculum acusticum 624.
Turnen 521.
— der Hautmuskeln 452.
Tympanalorgane 844.
Tympanitischer Schall 183.
Typus der Atmung 176.
Tyrosin 10, 384.
— Abbau 288.

Überempfindlichkeit 306.
Überernährung 341, 352.
Überfirnissen d. Haut 423, 462.
Überfruchtung 893.
Übergangsstadium 486.
Übergangswiderstand 579.
Übergang verschiedener Stoffe in den Harn 409.
Überhitzung 457.
Überlastung 500.
Überlebende Niere 407.
Übermaximale Zuckung 595.
Überpflanzung 358.
Überschwängerung 893.
Übersichtigkeit 759.
Überwanderung, äußere 886.
—, innere 886.
Uffelmannsches Reagens 245.
Ultimum moriens 93.
Ultrarote Strahlen 777.
Ultraviolette Strahlen 777.
Umkehrung d. Intervalles 830.
Umkehr der Zuckungsformel 600.
Umklammerungsreflex 653.

Unbestimmtes Atmungsgeräusch 183.
Unentbehrliches Eiweiß 344.
Unermüdbarkeit des Nerven 565.
Ungeschlechtliche Fortpflanzung 873.
Unipolare Induktionszuckungen 581.
Unpolarisierbare Elektroden 579.
Untermaximale Reize 491.
Unterbindung des Ductus deferens 885.
Unterdrückung der Hauttätigkeit 423.
Unterernährung 341, 351.
Untergang der roten Blutkörperchen 45.
Unterhautfettgewebe 422.
Unterkühlung 460, 462.
Untermaximale Reize 491.
Unterschiedsschwelle für Druckreize 859.
— für Temperaturreize 864.
Unterschweflige Säure im Harn 391.
Unterschwellige Reize 491.
Unwillkürliche Muskeln 468.
Unwohlsein 870.
Urachus 909.
Uracil 14, 25.
Urämie 410.
Uraminobenzoesäure 373.
Urate 376.
Uratsediment 376, 398.
Urdarm 899.
Urease 17, 369.
Ureier 880, 882, 905.
Ureter 410.
Ureterendruck 406.
Uricolytische Fermente 17, 377.
Urikase 377.
Urmund 899.
Urmundöffnung 908.
Urniere 923.
Urobilin 62, 386.
Urobilinogen 386.
Urochrom 386.
Uroerythrin 387.
Uroleucinsäure 385.
Uroprotsäure 385.
Urorosein 387.
Urostealith 401.
Ursache d. Herzbewegung 117.
— der Öffnungszuckung 596.
Ursamenzellen 878, 905.
Ursegmente 904.
Ursprung des Fettes 354.
Ursprungsreize für die Herzbewegung 119.
Urzellen 894.
Urzeugung 873.
Uteringeräusch 161.
Uterinmilch 912.
Uterusbewegungen 930.
Uterus, Innervation 930.
— Involution 931.
Utriculus 826.
Uvealtrakt 741.

Vagusdurchschneidung 631.
Vagus, Lungenäste 630.
— Lungenfasern 676.
Vagustonus 680.
Valin 9.
Valsalvas Versuch 123.
Valvula Bauhini 234.
Variabilität 931.
Varicen 153.
Variköse Nervenfasern 553.
Vasoconstrictoren 682.
Vasodilatatoren, Centrum 689.
Vasomotoren 665, 682.
Vasomotorencentra, periphere 685.
— spinale 685.
Vasomotoren, Centrum 682.
Vatersche Körperchen 853.
Vegetabilische Proteine 13.
Vegetarianismus 344.
Vegetative Fortpflanzung 873.
Vegetativer Pol 883.
Venae cardinales 920.
Vena portarum 265.
Venen 130.
— Blutbewegung 159.
— Blutdruck 152.
Venenklappen 131, 159.
Venen, Lufteintritt 162.
Venennerven 688.
Venenpuls 142.
Ventilation 202.
Ventralfeld der Hinterstränge 667.
Veratrin 494.
Verbindungsaphasie 721.
Verblutung, innere 688.
Verblutungskrämpfe 690.
Verblutungstod 88.
Verbrennungswärme der Nahrungsstoffe 440.
Verdauung, Physiologie 213.
Verdauungserscheinungen bei Pflanzen 295.
Verdünnungssekretion 300.
Verengerung der Pupille 764.
Vererbung 896.
— intermediäre 896.
Vererbungsgesetze 896.
Verfettung 356.
Verkürzung des Muskels 485.
Verkürzungsrückstand 491.
Verlangsamung des Stoffwechsels 356.
Verlauf der N.-Ausscheidung 372.
Vernix caseosa 423.
Versagen, polares 596.
Verschlucken 228.
Verschlußlaute 544.
Verschlußzeit 99.
Verschmelzungsfrequenz 791.
Verseifung 18, 260.
Verstopfung 292.
— der Nase 185.
Vertebrale Ganglien 640.
Verteilung des Blutes 87.
Vertikale Trennungsebene des Auges 795.
Vesiculäres Atmungsgeräusch 183.
Vestibularapparat 841.
Vestibulum 826.
Vielgelenkige Muskeln 520.
Vierhügel 728.
Violettblinde 784.
Viscosität 127.
Vitale Kapazität 172.
Vitellin 15, 333.
Vitellus 879.
Vivipare Tiere 875.
Vögel, Harnsäure bei den 378.
Vogelblut 71.
Vogeleier 333, 883.
Vogelmagen 231.
Vokalapparat 834.
Vokale 541.
— Analyse 833.
— Anlauten 544.
— künstliche 542, 834.
— nasale Klangfarbe 543.
Vokalflammen 835.
Vokalhöhle 541, 543.
Vokalkurve 835.
Voller Perkussionsschall 181.
Volt 575.
Voltasche Alternative 596.
Volumen 2.
Volumpulse 143.
Vomitus 232.
Vordere Wurzeln 637.
Vorderhirn 903.
Vorderstrang 648.
Vorderwurzelzellen 648.
Vorgroßhirn 727.
Vorhof 826.
Vormagen 294.
Vorniere 923.
Vorstellungen 706, 715.

Wachstum 360.
— des Haares 421.
— der Knochen 918.
Wärme 6.
Wärmeäquivalent, mechanisches 6.
Wärmebilanz 454.
Wärmebildung d. Muskels 505.
Wärmecentra 450, 726.
Wärmedyspnoe 174.
Wärmeeinheit 6.
Wärmeempfindung 861.
Wärmeleitung 451, 864.
Wärmemenge 439.

Wärmepolypnoe 676.
Wärmeproduktion 454.
Wärmepunkte 862.
Wärme, Regulierung 449.
Wärmeregulierung, chemische 194, 450.
— Neugeborener 453.
— physikalische 194, 451.
Wärme, spezifische 439.
Wärmestarre 478.
Wärmestauung 456.
Wärmestich 450, 456, 726.
Wärme, Strahlung 451.
— tierische 436.
Wagnerscher Hammer 580.
Wahrnehmungen, entotische 840.
Wahrnehmung d. Farben 777.
— der Geräusche 837.
— der Größe 806.
— der Schallrichtung 839.
Wahrnehmungen, sinnliche 738.
Wahrnehmungsfeld, optisches 715.
Walrat 19.
Wanderung des Pigments 786.
Warmblüter 194, 442.
Wasser 325.
— Ausscheidung durch die Lungen 197.
Wasser-Calorimeter 439.
Wasserdiurese 408.
Wasserentziehung 344.
Wasser, Härte 326.
Wasserstarre 478.
Wasserverdunstung 451.
Watt 576.
Webersches Gesetz 739.
Weberscher Versuch 817.
Wechselwarme Tiere 194, 442.
Wehen 929.
Wehendruck 930.
Wehenkurve 930.
Weiblicher Pronucleus 891.
Wein 340.
Weinen 186, 727.
Weisheitszähne 227.
Weiße Blutkörperchen 45.
— Muskeln 467, 492.
Weitsichtigkeit 760.
Wellenbewegung in elastischen Röhren 129.
Wellenlänge der Contractionswelle 501.
— der Pulswellen 152.
Wettstreit der Sehfelder 805.
Wetzsteinkrystalle 399.
Whartonsche Sulze 913.
Widerstand, elektrischer 575.
Widerstandsempfindung, paradoxe 870.
Widerstandshöhe 127.
Wiederbelebung d. Herzens 95.
Wiederkäuen 233.
Wiederkäuermagen 293.
Willkürbewegung 498.
Willkürliche Bewegungen, Bahnen 723.
— Muskeln 465.
Wimpern 512.
Wimperwurzeln 512.
Windrohr 532.
Winterschlaf 196, 461.
Wirbelsäule 523.
Wirbeltiere, Klassifikation der 914.
Wirkungen d. Speichels 220.
Wirkungsgrad 502.
Wohlsein 870.
Wolffscher Körper 923.
Wolfsrachen 917.
Wollust 870.
Wollustkörperchen 854.
Wortblindheit 717.
Wortklangbildcentrum 719.
Worttaubheit 717.
Wulst, Passavantscher 227.
Wurstgift 336.
Wurzeln d. Spinalnerven 661.
— hintere 638.
— vordere 637.

Xanthin 14, 25.
Xanthinbasen 25, 379.
Xanthinoxydase 17, 377.
Xanthoproteinreaktion 11.
X-Chromosom 926.
Xylan 24.
Xylose 24, 397.

Zähne 224.
Zählung d. Blutkörperchen 33.
Zahl der Atemzüge 173.
— der Blutkörperchen 32.
— der Leukocyten 48.
Zahnbein 224.
Zahnbildung 225.
Zahnfasern 224.
Zahnfurche 225.
Zahnkanälchen 224.
Zahnpulpa 225.
Zahnsäckchen 226.
Zahnscheide 224.
Zahnstein 220.
Zahnwechsel 226.
Zapfen 743, 772.
— Bewegung 786.
Zeigerbewegung 729.
Zeitliches Verhalten der Druckempfindungen 861.
Zeitliche Verhältnisse der Herzbewegung 108.
Zeitreize 564.
Zeitschreibung 138, 490.
Zeitsinn des Ohres 831.
Zellen, eosinophile 206.
Zellteilung 894.
Zentimeter-Gramm-Sekunden-Maßsystem 4.
Zeugung 873.
Ziegelmehlsediment 376, 398.
Zimmerruhe 193.
Zipfelklappen 97.
Zirbeldrüse 811.
Zitronensäure 332.
Zitteraal 601.
Zitterlaute 544.
Zitterrochen 601.
Zitterwels 601.
Zona pellucida 879.
Zonula ciliaris 744, 755.
Zotten 301, 911.
Zottensyncytium 911.
Zubereitung d. Fleisches 335.
Zuchtwahl, natürliche 931.
Zuckerbildung in der Leber 269.
Zuckercentrum 270.
Zuckerharnruhr 272.
Zucker im Harne 396.
Zuckerstich 270.
Zuckung, auxotonische 500.
— einfache 490.
Zuckungen, fibrilläre 486.
Zuckung, sekundäre 587.
Zuckungen, Summation 494.
Zuckung, maximale 491.
— ohne Metalle 584.
— paradoxe 591.
Zuckungsformel, Umkehr 600.
Zuckungsgesetz 594.
Zuckung, sekundäre 587.
— — vom Nerven aus 591.
— übermaximale 595.
Züchtung, künstliche 931.
— natürliche 931.
Zug, Empfindlichkeit für 859.
Zugeordnete Netzhautpunkte 800.
Zunge, Drüsen 214.
Zungen, membranöse 532.
Zurückhaltung d. Harnes 414.
Zusammensetzung der Alveolenluft 198.
Zusammenwachsen 359.
Zwangsbewegungen 729, 731.
Zwangshaltung 731.
Zweiachsige Gelenke 516.
Zweigelenkige Muskeln 520.
Zwerchfell 177.
Zwergblutkörperchen 50.
Zwillinge 893.
Zwischenhirn 927.
Zwischenkiefer 916.
Zwischenscheibe 466.
Zwischenzellen, interstitielle des Hodens 885.
Zwitterbildung 926.
Zymase 340.
Zymogene 16.
Zymotoxische Gruppe 42.

WELLCOME LIBRARY INSTITUTE

Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6

70/VIII.818